STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGS-GESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER BICORNES-TYPEN

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER SYSTEMATISCHEN STELLUNG DER DIAPENSIACEEN UND EMPETRACEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

VON

GUNNAR SAMUELSSON

STOCKHOLM
NYA TRYCKERI-AKTIEBOLAGET 1913.

STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGS-GESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER BICORNES-TYPEN

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER SYSTEMATISCHEN STELLUNG DER DIAPENSIACEEN UND EMPETRACEEN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT GENEHMIGUNG DER

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION

DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPSALA

AM 19 APRIL 1913 UM 10 UHR VORMITTAGS IM BOTANISCHEN HÖRSAALE ÖFFENTLICH VERTEIDIGT WIRD

ACAD.
LUND. BAT.
BIBL.

VON

GUNNAR SAMUELSSON
LIC. PHIL. WESTM.-DALEK.

STOCKHOLM
NYA TRYCKERI-AKTIEBOLAGET 1913.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523708_0019

STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER BLÜTEN EINIGER BICORNES-TYPEN

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER SYSTEMATISCHEN STELLUNG DER DIAPENSIACEEN UND EMPETRACEEN

VON

GUNNAR SAMUELSSON

Mit 17 Textfiguren.

Durch die Arbeiten der Systematiker des vorigen Jahrhunderts wurden allerdings die Hauptzüge des Angiospermen-Systems endgültig festgestellt. Eine Anzahl grösserer und kleinerer Verwandtschaftskreise wurden aufgestellt. Die Mehrzahl der bekannten Formen liessen sich ziemlich leicht in diese einordnen. Die systematische Stellung mehrerer Arten, Gattungen und selbst Familien blieb jedoch unsicher. Dies ist noch heute der Fall. So finden wir in fast allen systematischen Handbüchern bei der Besprechung einzelner Familien u. s. w. die Bemerkung, dass deren Stellung noch nicht ganz sichergestellt sei. Besonders in den grossen dialypetalen Reihen der Dikotyledonen sind solche Typen zahlreich. Die betreffenden Reihen, namentlich *Parietales, Geraniales* und *Sapindales* (im Sinne Englers), sind auch sehr heterogen.

Bei der Beurteilung der systematischen Stellung der einzelnen Typen hat zu allen Zeiten die vergleichende Morphologie der Blüten die weitaus wichtigsten Momente geliefert. Manchmal wurden

andere Merkmale zu wenig beachtet. Dies gilt z. B. von der Entwicklungsgeschichte der Samen. Dass diese bisjetzt in der Systematik so wenig Beachtung fand, hängt mit mehreren Umständen zusammen. Sie ist nur bei verhältnismässig wenigen Pflanzen näher untersucht worden. Und es muss auch zugegeben werden, dass die bisherigen Untersuchungen meist nicht Resultate von der Art geliefert haben, dass sie zu weitgehenderen Schlüssen für die Systematik berechtigen. Dies hängt meiner Ansicht nach manchmal, aber keineswegs immer, damit zusammen, dass die Untersuchungen nicht von systematischen Gesichtspunkten bestimmt wurden. Ausserdem sind solche Studien sehr zeitraubend und können mit gutem Erfolg nur an für diesen Zweck speziell fixiertem Material ausgeführt werden.

Von den Vertretern der soeben genannten Reihen sind nur wenige entwicklungsgeschichtlich untersucht worden. Solche Studien wären jedoch sehr erwünscht. Man könnte wenigstens hoffen, neue Gesichtspunkte für deren Systematik zu bekommen. Als ich im Frühjahre 1907 begann, mich mit embryologischen Untersuchungen zu beschäftigen, ergriff ich somit gern die Gelegenheit, eine Kollektion fixierten Materials (Frucht- und Samenanlagen) von *Polygala vulgaris*, die zu meiner Verfügung gestellt wurde, zu untersuchen. Die systematische Stellung der *Polygalaceen* wird ja als ziemlich unsicher betrachtet. Ich beabsichtigte daher, nicht nur einen Vertreter dieser Familie, sondern auch einige Typen anderer Familien, die zu *Geraniales* und *Sapindales* (im Sinne Englers) gerechnet werden, wenn auch mehr oberflächlich, zu untersuchen. Im folgenden Sommer fixierte ich daher Blütenteile verschiedener Pflanzen, u. a. von *Empetrum nigrum*. Bereits meine ersten Präparate zeigten mir Eigentümlichkeiten, die mich im höchsten Grade interessierten. Ich beschloss daher auch die Entwicklungsgeschichte dieser Art näher zu untersuchen. Ich stiess aber auf grössere Schwierigkeiten technischer Art, als ich erst glaubte. Alle Versuche, in der Embryologie Anknüpfungspunkte an die Familien, in deren Nähe die *Empetraceen* jetzt gewöhnlich gestellt werden, zu finden, schienen mir auch negativ auszufallen. Von einigen, besonders älteren Forschern wurden sie aber in die Nähe der *Ericaceen* gestellt und somit zu der *Bicornes*-Reihe gerechnet. Aus verschiedenen Gründen blieben mir aber die zwei wichtigsten Arbeiten (*3* u. *112*), die *Bicornes*-Typen behandeln, leider zu lange unbekannt. Als ich sie im vorigen Wintersemester kennen lernte,

erkannte ich auf einmal Tatsachen wieder, die mir bei *Empetrum nigrum* aufgefallen waren. Wenn eine Vergleichung sichere Schlüsse ermöglichen sollte, schien es mir jedoch dringend nötig, zu versuchen, einige Lücken in den bisherigen Untersuchungen auszufüllen. Ich habe daher während des letzten Sommers (1912) teils selbst, teils mit Hilfe einiger Freunde versucht, Untersuchungsmaterial der skandinavischen *Bicornes*-Typen (*Ericaceen* und *Pyrolaceen*) zusammenzubringen. Es ist mir dadurch gelungen, nicht nur einige grössere Lücken auszufüllen, sondern auch die Beobachtungen auf einige bisher nicht untersuchte Arten auszudehnen.

Die Entwicklungsgeschichte der übrigen *Bicornes*-Familien ist sehr wenig untersucht worden. Die Angaben in der Litteratur beschränken sich auf einige kurze Notizen betreffs *Clethra, Epacris* und *Styphelia,* Vertreter der *Clethraceen* und *Epacridaceen.* Ich bin im Stande, einige Ergänzungen zu den bisherigen Untersuchungen zu geben.

Zu der *Bicornes*-Reihe werden von der Mehrzahl der modernen Systematiker ausser den bereits erwähnten vier Familien nur die *Lennoaceen* und die *Diapensiaceen* gerechnet. Diesen sind bisjetzt keine embryologischen Untersuchungen gewidmet worden. Einen Vertreter der letzten Familie, *Diapensia lapponica,* habe ich untersuchen können. Wenigstens die Hauptzüge ihrer Embryologie festzustellen, ist mir gelungen. Ich erlaube mir auch, die *Empetraceen* zu den *Bicornes* zu rechnen. Zu zeigen, dass sie sehr wahrscheinlich zu dieser Reihe gehören, ist ein Hauptziel dieser Abhandlung.

Die *Clethraceen, Pyrolaceen, Ericaceen* und *Epacridaceen* werden von fast allen Systematikern zu den *Bicornes* gerechnet. Dass die übrigen erwähnten Familien auch hierher gehören, ist dagegen bisjetzt nicht ganz einwandfrei erwiesen worden. Es scheint mir somit zweckmässig, meine Ausführungen anfänglich auf jene vier Familien zu beschränken. Ich beschreibe also erstens einige Züge aus der Entwicklungsgeschichte der Blüten der untersuchten Typen und führe dabei nicht nur meine eigenen Beobachtungen, sondern auch die wichtigsten Ergebnisse früherer Untersuchungen an. Im Anschluss daran wollen wir auch sehen, ob die Entwicklungsgeschichte irgend welche Züge zeigt, die zur Charakterisierung der Reihe beitragen können. Aus hauptsächlich praktischen Gründen werde ich zuerst die *Ericaceen* behandeln. Sie konstituieren, wie bekannt, den Typus der Reihe. Mit diesen sind die *Cle-*

thraceen und *Epacridaceen* ohne Zweifel nahe verwandt und werden im folgenden Teil dieser Arbeit herangezogen. Zuletzt folgen die *Pyrolaceen,* die wohl als Reduktions-Typen aufzufassen sind.

In zwei späteren Abschnitten folgen meine Beobachtungen über die *Diapensiaceen* und *Empetraceen,* nebst Erörterungen über deren systematische Stellung. Die *Lennoaceen* müssen ganz übergangen werden. Ihre Morphologie ist übrigens nur wenig bekannt. Die wichtigste Untersuchung stammt von Solms-Laubach (*132*). Ihm stand nur Herbarmaterial zur Verfügung. Eine Nachuntersuchung mit den modernen Hilfsmitteln an gut konserviertem Material wäre sehr erwünscht.

Aus mehreren Gründen sind meine Beobachtungen nicht so vollständig, wie ich selbst es wünschen könnte. Doch glaube ich, dass sie hinreichend sind, um einige ziemlich sichere Schlüsse zu erlauben. Selbstverständlich werde ich mich nicht ganz auf das Erwähnen solcher Tatsachen beschränken, die für die Systematik von Bedeutung sind. Doch will ich bereits hier hervorheben, dass zytologische Fragen im allgemeinen nicht in den Rahmen dieser Untersuchung fallen.

Aus den obigen Betrachtungen dürfte hervorgehen, dass ich während meiner Arbeit auf erhebliche Schwierigkeiten verschiedener Art stossen musste. Ausserdem wurden meine Untersuchungen mehrmals unterbrochen. Diese Umstände mögen erklären, warum sie sechs Jahre im Anspruch genommen haben.

Bevor ich zu der Darstellung meiner Beobachtungen übergehe, sei es mir gestattet, dem Präfekten des hiesigen botanischen Laboratoriums, Herrn Prof. Dr. O. Juel, für das Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, und die Ratschläge und Aufschlüsse, die ich ihm verdanke, meinen besten Dank auszusprechen.

Beim Anschaffen von Untersuchungsmaterial sind mir mehrere meiner Freunde behülflich gewesen, und zwar die Herren Professoren Dr. O. Juel und Dr. O. Rosenberg, Privatdozent Dr. C. Skottsberg, Dr. phil. A. Frisendahl, Lic. phil. Th. C. E. Fries, Cand. phil. S. Mårtensson, Mag. phil. E. Melin und Stud. phil. Th. Lindfors. Ich bin ihnen zu grösstem Dank verpflichtet.

Upsala, Botanisches Laboratorium, Februar 1913.

I. DIE UNBESTRITTENEN BICORNES-FAMILIEN.

A. Ericaceae.

Diese Familie mit ihren etwa 1350 Arten, die sich auf etwa 70 Gattungen verteilen, umfasst beinahe vier Fünftel aller zu der *Bicornes*-Reihe gerechneten Arten. Es wird demnach als ganz natürlich angesehen, dass sie das für die Reihe Charakteristische vertritt. Erst in den letzten zehn Jahren sind einige Arbeiten erschienen, die die feinere Blütenmorphologie einiger Ericaceen in eingehenderer Weise behandeln. Die wichtigsten stammen von Artopoeus (1903), der sich besonders mit dem Bau und dem Öffnungsmechanismus der Antheren beschäftigte, und von Peltrisot (1904), dessen Untersuchungen sich ganz und gar auf die Entwicklung der Samenanlagen nach der Befruchtung beschränken. Beide Forscher haben zahlreiche Typen, die sich auf alle Unterfamilien und Sektionen verteilen, untersucht. Die Gründe, warum ich dessen ungeachtet beschloss, der Entwicklungsgeschichte u. a. der Ericaceen noch einmal eine Untersuchung zu widmen, sind bereits in der Einleitung zum Teil angeführt worden. Andere werden aus der folgenden Darstellung ersichtlich werden. Von 17 der 18 skandinavischen Ericaceen ist es dank der Hülfe meiner hiesigen Freunde mir möglich gewesen, wenigstens einiges fixierte Material zusammenzubringen. Nur *Cassandra calyculata* fehlt. Ausserdem habe ich Material von den meisten im hiesigen botanischen Garten kultivierten Ericaceen untersucht. Von den meisten Arten standen mir nur wenige Entwicklungsstadien zur Verfügung.

1. *Einige Entwicklungsdaten.*

Bei allen nordischen Ericaceen mit Ausnahme von *Calluna vulgaris* und möglicherweise von den zwei *Erica*-Arten (*E. cinerea* und *Tetralix*), die ich nicht aus dem betreffenden Gesichtspunkt untersuchen konnte, werden die Blütenknospen im Jahre, das der Anthese vorausgeht, angelegt. Dies wurde bereits von Warming (*149*) für die Mehrzahl dargelegt. Er hat aber nur die äussere Entwicklung der Blütenteile untersucht. In keinem Falle hat er angegeben, wie weit die Entwicklung der Pollensäcke und der Samenanlagen gegangen ist. Bei *Loiseleuria procumbens* fand Rübel (*118*, S. 805) in den Schweizeralpen bereits im Herbste die Samenanlagen angelegt und die Pollenmutterzellen isoliert. Bei der nordamerikanischen *Epigaea*

repens fanden COULTER and CHAMBERLAIN (*31*, S. 53) im Herbste völlig entwickelte Embryosäcke. Eine so weit getriebene Entwicklung ist gewiss sehr selten und dürfte ausserdem nur bei *Crocus vernus* (*70*, S. 161), *Viscum album* (*71*, S. 556) und *Daphne Laureola* (*67*, S. 47) ganz sichergestellt sein. Ich kann diese Liste mit *Daphne Mezereum* und *Empetrum nigrum* (siehe unten) ergänzen. Da nur wenige Pflanzen mikrophenologisch — sit venia verbo — untersucht sind, habe ich geglaubt, dass es nicht ohne Interesse sei, nachzuweisen, wie sich die nordischen Ericaceen verhalten. Meine einschlägigen Untersuchungen wurden im Frühjahr 1912 begonnen und in Fällen, wo es als notwendig angesehen wurde, im Herbste desselben Jahres fortgeführt.

Die Blüten eines Jahres werden also bei den meisten Arten im vorhergehenden Jahre angelegt. Wenigstens bei den meisten Arten findet man die ersten Anlagen bereits früh im Sommer, kurz nach der Blütenperiode. Ich habe z. B. im mittleren Schweden bereits im Juni deutliche Blütenknospen bei *Arctostaphylos uva ursi* und *Ledum palustre* gesehen. Bei jener waren am 16. Juni die ersten Anlagen des Gynöceums und Andröceums sichtbar, bei diesem war am 30. Juni das Gynöceum völlig entwickelt, mit wohl markierten Plazenten, und die Staubblätter waren mit deutlich abgesetzten Antheren, wo die Archesporpartieen ihre Ausbildung begonnen hatten, versehen. Die ersten Spuren der Samenanlagen bei einer Art habe ich am 6. August gefunden, und zwar bei *Arctostaphylos alpina*, die ich in der Regio alpina eines Hochgebirges in Dalarne untersuchte. Die Samenanlagen waren als im Fruchtfach frei herabhängende Körper sichtbar. Von dem Integument und Archespor war nichts zu sehen. Bei dieser Art habe ich auch die im Herbste am weitesten entwickelten Samenanlagen gefunden. Am 7. Oktober hatte nämlich bei einem im hiesigen Garten kultivierten Exemplare die Anlegung des Integuments begonnen, und eine Zelle war als Embryosackmutterzelle differenziert. Das entsprechende Stadium erreicht *A. uva ursi* erst im folgenden Frühling (April), aber auch bei dieser sind die Samenanlagen im Herbste angelegt. Wie weit die Entwicklung unsrer übrigen alpinen Ericaceen fortschreitet, habe ich nicht untersuchen können. In jungen Blütenknospen von *Phyllodoce coerulea*, die in der Nähe von Kvikkjokk (im nördlichen Lappland) am 11. Juli eingesammelt wurden, fanden sich noch Tetraden in einigen Samenanlagen. In den jüngsten bei derselben Gelegenheit eingesammelten Knospen von *Cassiope hypnoides* war die Embryosackmutterzelle noch nicht sichtbar.

Etwa ebenso weit wie bei *Arctostaphylos alpina* scheint die Entwicklung des *Vaccinium Myrtillus* im Herbste zu gehen. Wenigstens fand ich am 31. März bei Upsala ganz dasselbe Stadium, das ich oben bei *Arctostaphylos alpina* beschrieben habe, und auf dem diese noch verharrt. Die übrigen von mir untersuchten Arten, und zwar *Andromeda polifolia, Ledum palustre, Vaccinium Oxycoccus, uliginosum* und *vitis idaea*, stimmen darin überein, dass ihre Samenanlagen als kurze Höcker ohne Spuren des Integuments oder markierten Archespors überwintern. Wenigstens bei den drei *Vaccinium*-Arten ist in den Antheren das Pollenmutterzellstadium noch nicht erreicht. Von diesen weicht *Ledum* dadurch beträchtlich ab, dass hier die Tetradenteilung in den Antheren bereits im Herbste vorsichgegangen ist. Am 27. September habe ich völlig entwickelte Pollentetraden gefunden. Die einzelnen Pollenkörner waren aber noch einkernig.

Wir finden somit, dass der Entwicklungsgrad, den die verschiedenen Arten im Herbste erreichen, ein wenig wechselt. Vielleicht schwankt er auch einigermassen an verschiedenen Orten. Alle untersuchten Arten verlegen aber die Tetradenteilung in den Samenanlagen in dieselbe Vegetationsperiode wie die Anthese. So verhalten sich auch die Antheren bei allen ausser bei *Ledum*. Zum grössten Teil kann man die Schwankungen mit dem Zeitpunkt der Blütenperiode zusammenstellen. Man muss jedoch eine Ausnahme für *Ledum* machen, dessen Blütenperiode die späteste der genannten Arten ist, und zwar im mittleren Schweden in die Mitte Juni fällt. Nur *Vaccinium Oxyccocus* blüht etwa zu gleicher Zeit.

Diese phenologischen Beobachtungen habe ich aus leicht erkennbaren Gründen auf die nordischen Arten beschränken müssen. Zu untersuchen wie unsere Gewächshausexemplare sich verhalten, ist ja von sehr geringem Interesse. Doch will ich hier erwähnen, dass ich bei einem Exemplare von *Kalmia glauca*, das soeben aus dem hiesigen Garten in das Kalthaus verpflanzt worden war, am 7. Oktober Tetraden sowohl in den Antheren wie in den Samenanlagen fand. In den am weitesten fortgeschrittenen Samenanlagen waren sogar Kernteilungen im Embryosack vorsichgegangen. Die schlechte Fixierung gestattete aber keine näheren Untersuchungen.

2. *Die Antheren.*

Die Antheren der meisten Ericaceen öffnen sich bekanntlich durch Poren oder kurze Spalten an der Spitze. Infolgedessen wird das Endothecium bei allen bisjetzt untersuchten Arten in grösserem

oder kleinerem Masse reduziert [vgl. Chatin (22) und Artopoeus (3)]. Niemals wurde eine fibröse Schicht von typischer Ausbildung gefunden, auch nicht bei *Loiseleuria procumbens*, wo sich doch die Antheren durch Längsspalten öffnen (3, S. 334). Bei den von mir untersuchten Ericaceen habe ich die Angaben der genannten Forscher bestätigen können. Ich kann somit ihre Listen mit vier neuen Gattungen ergänzen, und zwar *Cassiope (hypnoides* und *tetragona), Gaultheria (microphylla* und *punctata), Gaylussacia (dumosa)* und *Leiophyllum (buxifolium)*. Die letzte Art stimmt völlig mit *Loiseleuria* überein (vgl. meine Fig. 1 *a* und Artopoeus' Fig. 70). Beide öffnen ihre Antheren durch Längsspalten und haben eine Art Exothecium ausgebildet. Übrigens kann ich auf die zitierten Arbeiten verweisen. Ich habe nichts Wesentliches hinzuzufügen.[1]

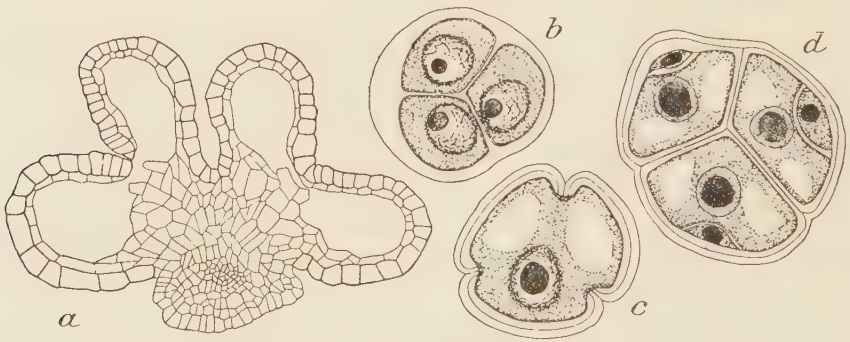

Fig. 1. *a*, Antherenquerschnitt von *Leiophyllum buxifolium* ($\frac{8}{1}^{5}$); *b* u. *c*, Pollentetrade und fast reifes Pollenkorn von *Erica stricta* ($\frac{12}{1}^{5}{}^{0}$); *d*, Pollenkorn von *Vaccinium vitis idaea* ($\frac{12}{1}^{5}{}^{0}$).

Nachdem die Gattung *Clethra* von den Ericaceen abgesondert worden ist, sollen alle übrigen Vertreter der Familie durch Tetradenpollen charakterisiert sein, was in der Familiendiagnose angeführt zu werden pflegt. Es muss demnach als unerwartet angesehen werden, dass ich bei *Erica stricta* einfache Pollenkörner gefunden habe (Fig 1 *b* u. *c*). Ich habe dies nicht nur an den Exemplaren im hiesigen Garten, sondern auch an spontanen (Herbar-)Exemplaren festgestellt. Die anderen *Erica*-Arten, u. a. die nahestehenden *E. australis, cinerea, Mackayi* und *Tetralix*, die ich untersucht

[1] Wenn Náběleк (*104*, S. 1455) angibt, Artopoeus habe ein typisches Endothecium bei *Rhodothamnus* und *Phyllodoce* gefunden, so hat er die Angaben dieses Verfassers missverstanden, was aus seiner Beschreibung deutlich hervorgeht. Übrigens habe ich selbst kein solches bei *Phyllodoce coerulea* finden können.

habe, haben typisches Ericaceen-Pollen. Ein systematisches Nachsuchen, ob einfaches Pollen auch bei anderen *Erica*-Arten vorkommt, könnte vielleicht neue Gesichtspunkte für die systematische Gliederung der Gattung geben. Durch jene Beobachtung wird die Bedeutung eines der Gründe, die für die Ausschaltung der Gattung *Clethra* aus den Ericaceen angeführt werden, beträchtlich abgeschwächt. Bei keiner anderen Ericacee habe ich einfaches Pollen gefunden. Alle untersuchten Arten zeigten die generative Zelle im Pollenkorn noch ungeteilt (Fig. 1 *d*).

3. *Orientierung der Samenanlagen.*

Bei den meisten Ericaceen finden sich in jedem Fruchtfach zahlreiche anatrope — amphitrope Samenanlagen, die an zentralen Plazenten verschiedener Ausbildung befestigt sind. Bei anderen enthält jedes Fach nur eine einzige Samenanlage. Über die Orientierung derselben bei den Arten jenes Typus liefern die systematischen Handbücher meistens keine Auskunft. Die Forscher, die die Entwicklungsgeschichte untersucht haben, teilen auch nichts davon mit. Überhaupt bekommt man manchmal die Auffassung, dass die Orientierung der Samenanlagen bei Pflanzen, die deren zahlreiche in jedem Fruchtfach besitzen, eine beliebige sei. Doch haben bereits Agardh (*1*) und Warming (*148*, S. 198) gezeigt, dass eine Gesetzmässigkeit bei zahlreichen Pflanzen herrscht. Diese besteht darin, dass die Umbiegung der Samenanlagen in zentrifugaler Richtung vom Zentrum der Plazenten aus stattfindet. Am Zentrum und an den Seiten der Plazenten gehen die beiden Typen sukzessiv in einander über. Die obersten werden somit epitrop, die untersten apotrop. Agardh (*1*, S. LXXV) nennt auf diese Weise orientierte Samenanlagen heterotrop. Er hat unter den Ericaceen das Vorkommen solcher bei *Erica Tetralix* (*1*, Tab. IX, Fig. 11), *Ledum latifolium* (l. c, Fig. 7 u. 8) und *Rhododendron sp.* (l. c., Fig. 10) beschrieben. Er betrachtet gewiss dies als gemeingültig für die mit zahlreichen Samenanlagen versehenen Ericaceen (und übrigen *Bicornes*-Typen). Ich selbst habe heterotrope Samenanlagen bei zahlreichen Arten gefunden, und zwar bei *Arbutus hybrida, Calluna vulgaris, Cassiope hypnoides* und *tetragona, Erica arborea* und *Tetralix, Gaultheria microphylla* und *Shallon, Kalmia glauca, Ledum palustre, Leiophyllum buxifolium, Pernettya mucronata* und *pumila, Phyllodoce coerulea, Rhododendron sinense, Vaccinium Myrtillus, uliginosum* und *vitis idaea*. Bei Typen, die wenige Samenanlagen besitzen, schwan-

ken die Verhältnisse. Bisweilen sind alle mehr oder weniger apotrop. In anderen Fällen kehren wenigstens die obersten die Mikropyle seitwärts oder sogar aufwärts, so besonders bei einigen *Erica*-Arten *(carnea, cinerea, mediterranea* und *stricta)*, ebenso wie in einzelnen Fruchtknoten mit weniger zahlreichen Samenanlagen, als man gewöhnlich bei den soeben genannten Arten, z. B. bei *Gaultheria microphylla*, vorfindet. Dies erklärt auch die Angabe Baillons (*5*, S. 123 u. Fig. 113), dass die Samenanlagen von *Erica cinerea* ihre Mikropyle nach unten und aussen kehren. Auch andere Schwankungen kommen vor, besonders in den zentralen Teilen oder in der Nähe von eventuell vorkommenden Einbuchtungen der Plazenten. In diesem Zusammenhang möge auch die bei der *Epacridaceen*-Gattung *Dracophyllum* vorkommende Erscheinung erwähnt werden. Alle Samenanlagen sind hier an der Innenseite einer im Fruchtfach frei herabhängenden Plazenta befestigt und kehren die Raphe nach unten [vgl. Agardh (*1*, Tab. IX, Fig. 13, *D. secundum*)]. Ein solcher Typus lässt sich ohne Zwang aus dem *Ericaceen*-Typus herleiten, wenn man nur annimmt, dass an einer zum Teil frei herabhängenden Plazenta alle Samenanlagen ausser den an ihren Innenseite befestigten abortieren (vgl. z. B. Agardhs Tab. IX, Fig. 7, *Ledum latifolium*).

Da die Samenanlagen der mehrsamigen Ericaceen die soeben beschriebene Orientierung zeigen, lassen sich auch die Verschiedenheiten bei den anderen Typen unschwer erklären. Leider liegen nur wenige, ausserdem einander oft widersprechende Angaben über die Richtung der Samenanlagen bei den Ericaceen mit einsamigen Fruchtfächern vor. Zu dieser Klasse gehören, ausser den sechs *Salaxideen*-Gattungen, *Arctostaphylos* (incl. *Arctous*), *Elliottia, Gaylussacia* und *Rigiolepis*, die alle hängende Samenanlagen besitzen (*35*). Bei den beiden letzten nahe verwandten Gattungen ist die Raphe nach Bentham et Hooker (*7*, II, S. 564, 572 u. 573) ventral, nach Baillon (*5*, S. 136) dorsal. Andernorts (*5*, S. 185) gibt Baillon sie bei *Rigiolepis* als ventral an (nach Hooker). Dasselbe gibt Agardh (*1*, Tab. IX, Fig. 15) mit Fragezeichen für *Arctostaphylos* an. Dies ist wenigstens für *A. alpina* und *uva ursi* nicht richtig. Ich habe bei beiden Arten die Raphe ventral, und die Samenanlagen demnach epitrop gefunden. Wahrscheinlich ist Epitropie weiter verbreitet. Einige von Drudes (*35*, S. 64, Fig. G u. N) Figuren zeigen nämlich ziemlich deutlich eine nach aussen gerichtete Mikropyle bei *Scyphogyne* und *Sympieza* [vgl. auch Agardh (*1*, S. 104)].

Ich habe die Orientierung der Samenanlagen ziemlich ausführlich erörtert, weil ich glaube, dass man ihr eine gewisse Bedeutung zuschreiben muss. Es ist meiner Ansicht nach u. a. deutlich, dass man in Verwandtschaftskreisen, wo heterotrope Samenanlagen vorkommen, auch erwarten kann, bei einzelnen Typen nur epitrope, bei anderen nur apotrope Samenanlagen zu finden, wie sie ja tatsächlich bei den Ericaceen vorzukommen scheinen. Agardh (*1*, Tab. IX, Fig. 13) wies bereits darauf hin, dass aus dem schon erwähnten *Dracophyllum*-Typus eine hängende apotrope Samenanlage sich leicht herleiten lasse. Man braucht sich ja nur vorzustellen, dass die ganze Plazenta bis auf den Funiculus reduziert werde. Wenn man sich andererseits vorstellt, dass eine am obersten Teil der Plazenta befestigte Samenanlage eines mehrsamigen Typus sich allein entwickele, muss sie epitrop ausfallen, wie z. B. bei *Arctostaphylos*.

4. *Bau und Entwicklung der Samenanlagen vor der Befruchtung*

Die Samenanlagen werden als Ausbuchtungen der Plazenta angelegt. Bald findet eine Umbiegung statt. Jetzt beginnt auch die Entwicklung des einzigen Integuments. Etwa gleichzeitig tritt das Archespor als eine subepidermale Zelle deutlich hervor. Ihr Kern tritt bald in die heterotypische Prophase. Das Integument nimmt besonders an der dem Funiculus entgegensetzten Seite schnell zu. Es ist bis zur Spitze des Nuzellus etwa gleichzeitig mit dem Eintreten des Kerns der Embryosackmutterzelle ins Synapsisstadium herangewachsen. Wenn dieser der heterotypischen Teilung unterliegt, ist die Mikropyle schon geschlossen. Die Reduktionsteilung, besonders die heterotypische Prophase, habe ich nicht näher untersucht.

Wie bekannt, eilt in der Regel die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen derjenigen der Embryosackmutterzellen derselben Blüte eine kürzere oder längere Zeit voraus, was auch von den meisten Ericaceen gilt. Bei *Ledum palustre* ist der dazwischenliegende Zeitraum ungewöhnlich lang (vgl. oben). Am häufigsten ist die betreffende Zeit auf z. B. einige Tage beschränkt. Nur bei *Calluna vulgaris* habe ich eine entgegensetzte Ordnung gefunden. In extremen Fällen hat die unterste Makrospore das Verdrängen der darübergelegenen begonnen, während die Kerne der Pollenmutterzellen

sich noch in der Synapsis befinden. In anderen war der Unterschied kleiner.

Die Entwicklung des Embryosackes aus der Archesporzelle ist nur bei wenigen Ericaceen untersucht worden. Die ersten Angaben, die ich kenne, stammen von Vesque (*154*). Seine Ausführungen sind aber zum grössten Teil irrig [vgl. Jönsson (*82*, S. 27)]. Vielleicht kann man aus seinen Figuren den Schluss ziehen, dass bei *Vaccinium frondosum* nur drei Tetradenzellen sich ausbilden (l. c., Pl. 20, Fig. 8). Jönsson (l. c.) fand aber bei *Erica carnea* und *Phyllodoce coerulea* vier Tetradenzellen, von denen die unterste einen

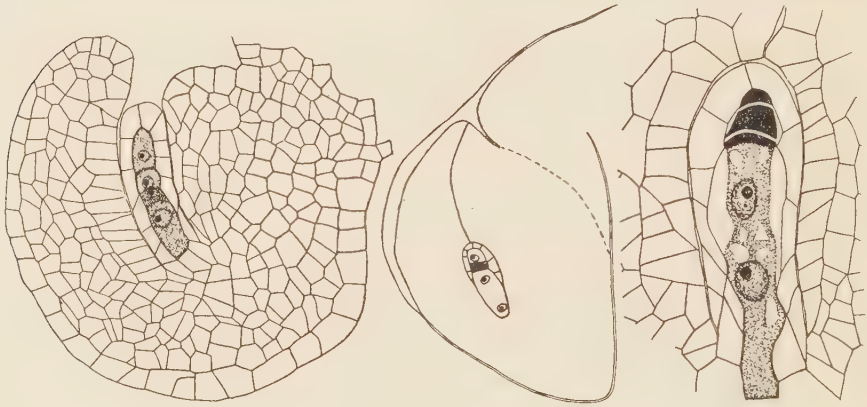

Fig. 2. Samenanlagen mit Tetraden, in *b.* u. *c.* zweikernige Embryosäcke. *a*, *Vaccinium Myrtillus* ($\frac{315}{1}$); *b*, *Arctostaphylos uva ursi* ($\frac{185}{1}$); *c*, *A. alpina* ($\frac{530}{1}$).

achtkernigen Embryosack in typischer Weise lieferte. Die oberen Makrosporen und die umliegenden Nuzelluszellen werden verdrängt. Artopoeus (*3*, S. 340) gibt nur schlechthin dieselbe Entwicklungsfolge an, ohne die Arten, wo er dies festgestellt hat, zu erwähnen. Ich selbst habe die Angaben Jönssons über *Phyllodoce* bestätigt und dieselbe Entwicklung bei *Andromeda polifolia*, *Arbutus hybrida*, *Arctostaphylos alpina* und *uva ursi*, *Calluna vulgaris*, *Kalmia glauca*, *Ledum palustre*, *Pernettya mucronata*, *Rhododendron Rhodora* und *sinense*, *Vaccinium microcarpum*, *Myrtillus*, *uliginosum* und *vitis idaea* gefunden (Fig. 2 *a*—*c*). Das Vorkommen von vier Tetradenzellen muss demnach als typisch angenommen werden. Dass der zweite Teilungsschritt in der oberen der ersten zwei Tochterzellen ausnahmsweise ausgeschaltet werden kann, braucht dadurch nicht ausgeschlossen zu sein. Ich habe dies tatsächlich bei *Vaccinium uli-*

ginosum einmal ziemlich sicher beobachtet. Wahrscheinlich macht die erwähnte Angabe Vesques ein zweites Beispiel aus (*V. frondosum*). Die weitere Entwicklung des Embryosackes folgt durchaus dem gewöhnlichen Schema.

Die befruchtungsreifen Samenanlagen sind anatrop oder amphitrop. Beide Typen kommen oft bei denselben Arten vor. Die amphitropen sind auf die Peripherie der Plazenten beschränkt. Der Embryosack wird unmittelbar von dem einzigen kräftig entwickelten Integument und der Raphe umgeben, deren innerste Schicht ein in der Regel deutlich markiertes Tapetum darstellt. Die Mikropyle ist sehr eng und nur an wohl gelungenen Schnitten zu sehen. Der Embryosack ist klein und schmal. Der Eiapparat liegt in einer Erweiterung oberhalb der Tapetenzone. Die Antipoden sind bei der Mehrzahl der Arten sehr klein und degenerieren bald nach der Befruchtung. Bei einigen Arten sind sie aber kräftiger und können mehr als ein Drittel der ganzen Länge des Embryosackes ausfüllen, z. B. bei *Calluna vulgaris* (vgl. *3*, S. 342, Fig. 81; *112*, S. 46, Fig. 70), *Gaultheria microphylla* und *Shallon* und *Pernettya mucronata*, die letzten nach eigenen Beobachtungen (vgl. Fig. 3 *a*). Zahlreiche Embryosäcke verschiedener Gattungen und Arten sind bereits, besonders von Peltrisot (*112*), abgebildet worden. Diese Andeutungen mögen somit hinreichend sein.

5. *Die Endospermbildung.*

Die Endospermbildung der Ericaceen ist namentlich von Peltrisot (*112*) untersucht worden. In der Tat beschränken sich seine Beobachtungen hauptsächlich auf diese und die Entwicklung der Samenschale. Er legte es besonders darauf an, das regelmässige Vorkommen sogen. Endospermhaustorien nachzuweisen. Bevor Peltrisot seine Untersuchungen veröffentlicht hatte, wurden solche Bildungen wenigstens bei *Arbutus unedo, Bruckenthalia spiculiflora* und *Calluna vulgaris* von Artopoeus (*3*) beschrieben. Ausser bei diesen Arten und bei einer oder zwei anderen *Arbutus*-Spezies stellte Peltrisot deren Vorkommen bei zahlreichen Ericaceen fest, und zwar bei Vertretern der Gattungen *Vaccinium, Arctostaphylos, Gaultheria, Cassandra, Oxydendron, Zenobia, Andromeda, Pieris, Enkianthus, Erica, Loiseleuria, Bryanthus* (syn. *Phyllodoce*), *Daboecia, Kalmia, Ledum, Rhododendron* und *Menziesia*, demnach mit der von diesem Forscher angenommenen Begrenzung der Gattungen bei 20

Gattungen oder kurz bei allen untersuchten Ericaceen. Stevens (*135*) hat diese Liste mit *Epigaea repens* ergänzt.

Die erste Entwicklung des Endosperms wird von den verschiedenen Autoren in ungleicher Weise geschildert. Hofmeister (*71*, S. 636) schreibt von *Vaccinium uliginosum:* »Das Endosperm entsteht aus wiederholter Zweitheilung einer einzigen, die unteren zwei Drittel des Embryosackes einnehmenden Zelle». Artopoeus (*3*) gibt darüber keine Aufschlüsse. Peltrisot (*112*, S. 81) behauptet, dass nach der Befruchtung in den beiden Enden des Embryosackes Kammern entstehen, welche durch Einschnürungen vom zentralen Teile des Embryosackes abgesondert werden. Er setzt seine Beschreibung mit folgenden Worten fort: »Lorsque le noyau secondaire s'est divisé en un certain nombre de noyaux d'albumen, quelques-uns de ces derniers passent dans les deux cavités extrêmes du sac.» Peltrisot meint somit, dass zuerst eine Anzahl freier Kerne gebildet werden, und dass erst später Zellbegrenzungen ausgebildet werden. Diese Auffassung wird auch durch die Mehrzahl seiner Figuren illustriert. Diese zeigen in der Regel eine grosse Anzahl im Embryosacke etwa gleichförmig verteilter freier Kerne. Nur zwei seiner Figuren deuten darauf hin, dass er möglicherweise die Endospermbildung nicht richtig aufgefasst hat. Die eine (Fig. 29) zeigt ein frühes Stadium von *Cassandra calyculata*, wo zwei Querwände, die auch im Texte (S. 32) erwähnt sind, die terminalen Teile des Embryosackes, die sich zu Haustorien entwickeln sollen, begrenzen. Auch in der Mittelpartie des Embryosackes sieht man Andeutungen von Zellbegrenzungen, obgleich sie nicht so gedeutet werden und andere Figuren (30 u. 31), die spätere Stadien vorstellen, freie Kerne zeigen. Die andere in Betracht kommende Figur (50) zeigt eine Samenanlage von *Pieris japonica*. Im Embryosacke liegen hinter einander drei Kerne, zwischen denen Zellbegrenzungen angedeutet sind. Die Figur macht es nicht unwahrscheinlich, dass noch ein Kern an einem anderen Schnitt zu finden wäre. Zuletzt ist noch die von Stevens untersuchte *Epigaea repens* zu erwähnen. »The division of the primary endosperm nucleus is accompanied by the formation of a transverse wall dividing the embryo sac into two approximately equal chambers. Each of these chambers is further divided by a cross wall resulting in a 'four-chambered' embryo sac. . . . . In the further development of the endosperm, cell divisions occur rapidly in all of these 'chambers'. . . . . There is thus no period

of free nuclear division in the development of the endosperm in *Epigaea.*» (*135*, S. 539).

Aus der vorstehenden Zusammenstellung geht hervor, dass das Endosperm nach Peltrisot durch sogen. freie Zellbildung, nach Hofmeister und Stevens durch sukzessive Zellteilung gebildet wird. Beide Typen können in derselben Familie vorkommen. Man kann somit nicht *a priori* behaupten, dass die eine Partei Unrecht haben müsse. Dass Stevens ihre Bilder richtig gedeutet hat, kann nicht bezweifelt werden. Dagegen habe ich soeben hervorgehoben, dass die Angaben Peltrisots bisweilen nicht völlig sicher erscheinen. Aus gewissen Gründen betrachte ich eine Feststellung der Entwicklungsgeschichte des Endosperms bei einer möglichst grossen Zahl von Ericaceen als höchstens erwünscht. Mein Wunsch, jene Frage wenn möglich aufzuklären, veranlasste mich, die Ericaceen noch einmal zum Gegenstand einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu machen. Ich habe dabei den ersten Endospermstadien und der Anlegung der Haustorien besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Leider habe ich nur wenige Typen untersuchen können. Zum grössten Teil sind sie bereits von Peltrisot studiert worden. Nur drei neue Gattungen (*Cassiope*, *Gaylussacia* und *Pernettya*) haben mir Entwicklungsstadien nach der Befruchtung geliefert. Spätere Stadien, wie halbreife oder reife Samen, einiger neuer Vertreter früher untersuchter Gattungen habe ich auch gesehen.

Nur bei *Andromeda polifolia*, *Cassiope tetragona*, *Ledum palustre*, *Phyllodoce coerulea*, *Vaccinium microcarpum*, *Myrtillus* und *vitis idaea*, habe ich die jüngsten Endospermstadien untersuchen können. Bei allen diesen Arten folgt der Teilung des sekundären Embryosackkerns eine Querteilung der Endospermmutterzelle unmittelbar (Fig. 3 *b*). Beide Tochterzellen werden noch einmal quer geteilt. Die vier ersten Endospermzellen liegen somit in einer Reihe (Fig. 3 *c*—*e*). Die Synergiden und die Antipoden sind bereits der Degeneration anheimgefallen. Bisjetzt ist der Embryosack fast nur in die Länge gewachsen. Die Tapetenzellen sind noch unverändert. Im Endosperm entstehen nun auch in anderer Weise orientierte Wände. Vorher wird bisweilen noch eine Querwand ausgebildet. Fünf hinter einander liegende Zellen habe ich nämlich bei *Ledum* gesehen. Gewöhnlich entstehen jetzt auch Längswände in der Weise, dass wenigstens in den zentralen Teilen des Endosperms vier Längsreihen von Zellen gebildet werden. Oft teilen sich die terminalen Zellen zuerst (vgl. Fig. 3 *d*). Diese weichen bald durch ihren dich-

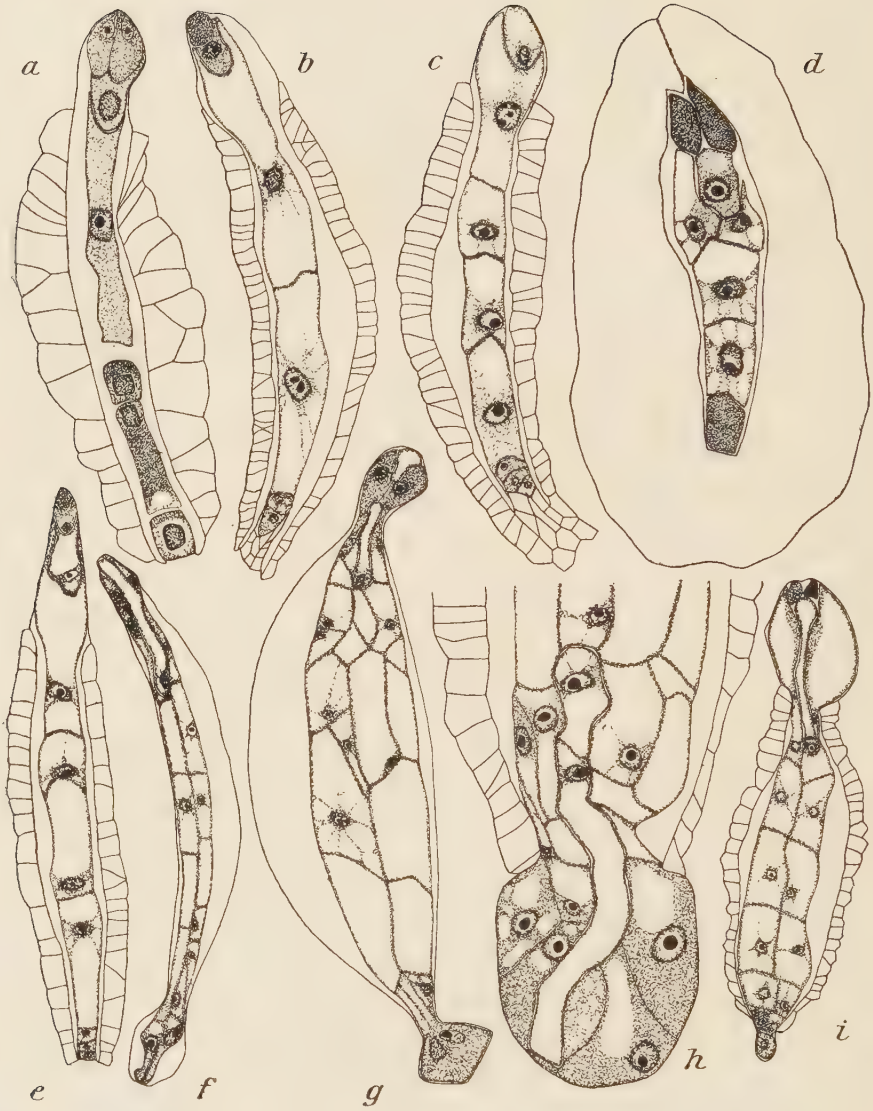

Fig. 3. *a*, Embryosack von *Pernettya mucronata* ($\frac{370}{1}$); *b—i*, Frühe Endospermstadien; *b*, *Vaccinium vitis idaea* ($\frac{260}{1}$); *c*, *Andromeda polifolia* ($\frac{260}{1}$); *d*, *Cassiope tetragona* ($\frac{370}{1}$); *e*, *Ledum palustre* ($\frac{260}{1}$); *f*, *Vaccinium Myrtillus* ($\frac{135}{1}$); *g*, *Andromeda polifolia* ($\frac{135}{1}$); *h*, *Vaccinium uliginosum* ($\frac{370}{1}$); *i*, *Erica mediterranea* ($\frac{160}{1}$).

teren Inhalt und ihre grösseren Kerne von den übrigen deutlich ab. Bald wird die Erweiterung, die bereits vor der Befruchtung den Eiapparat umgab, beträchtlich vergrössert und beginnt, das umgebende Gewebe des Integuments zu verdrängen. Ein Mikropylhaustorium wird ausgebildet. Die an seiner Bildung teilnehmenden Endospermzellen werden oft bald mehrkernig. Bisweilen bleiben sie länger einkernig. Etwas später entwickeln sich einige chalazale Endospermzellen in derselben Weise und konstituieren ein Chalazahaustorium (Fig. 3 *g—i*, 4 *a—f*). Das Embryo verlängert sich erheblich und streckt seine Spitze in das zentrale Endosperm hinein. Die erste Teilung findet spät statt. Die Embryokugel wird von einem langen vielzelligen Suspensor getragen. Die weitere Entwicklung des Embryo zeigt keine Besonderheiten.

Diese Entwicklung stimmt mit dem von Stevens (*135*) beschriebenen Verhalten von *Epigaea repens* überein. Es ist demnach festgestellt, dass wenigstens neun Arten, die sich auf drei der vier von Drude (*35*) aufgenommenen Unterfamilien *(Rhododendroideae, Arbutoideae, Vaccinioideae)* verteilen, ein von Anfang an zellulares Endosperm besitzen. Auch bei den anderen von mir untersuchten Typen habe ich niemals Stadien, wo freie Kerne vorkommen, gefunden. Von mehreren (*Arctostaphylos uva ursi, Calluna, Erica arborea* und *mediterranea, Gaultheria Shallon, Kalmia glauca, Vaccinium uliginosum* und *varingiaefolium)* habe ich doch ziemlich junge Endospermstadien gesehen. Jedenfalls sind sie nicht älter als mehrere von denjenigen, die Peltrisot (*112*) mit freien Kernen abgebildet hat. Man vergleiche z. B. meine Fig. 3 *i (Erica mediterranea)* mit Peltrisots Fig. 62 *(E. stricta)*. Die beiden abgebildeten Samenanlagen sind etwa gleichen Alters. Ich glaube daher, dass das Endosperm bei jenen und wahrscheinlich auch bei allen übrigen Ericaceen durch sukzessive Zellteilung gebildet wird. Ein entgegengesetztes Verhalten ist jedenfalls meiner Ansicht nach weder bei einer Ericacee, noch bei irgend einem anderen *Bicornes*-Typus sichergestellt. Die abweichende Auffassung Peltrisots muss ich somit als unrichtig betrachten, wenn ich auch unter den Typen, bei denen er freie Kerne abgebildet hat, nur betreffs *Andromeda polifolia* im stande bin, meine Meinung einwandfrei zu beweisen.[1]

[1] Wahrscheinlich hat Peltrisot mit ungeeignetem Material gearbeitet. Er fixierte sein ganzes Material in absolutem Alkohol, der die Stadien vor der Befruchtung in ausgezeichneter Weise fixiert, aber das zarte Gewebe des jungen Endosperms leicht zerreisst. Die unbedingt besten Resultate habe ich durch Verwendung von Chrom-Platina-Essigsäure erhalten. Besonders wenn die Samenanlagen vor dem Einlegen auspräpariert wurden, gelang die Fixierung sehr gut.

Peltrisot, Artopoeus und Stevens haben das Vorkommen zweier Endospermhaustorien bei wenigstens 32 Ericaceen, die zu 21 Gattungen gehören, nachgewiesen.[1] Ich kann zu ihren Listen drei neue Gattungen hinzufügen, und zwar *Cassiope [hypnoides* (Fig. 4 *d*) und *tetragona* (Fig. 4 *b*)], *Gaylussacia (resinosa)* und *Pernettya (mucronata)*, ausser 11 neuen Arten von früher untersuchten Gattungen [*Arctostaphylos alpina* (Fig. 4 *f*) und *uva ursi* (Fig. 4 *e*), *Erica mediterranea* (Fig. 3 *i*), *Gaultheria punctata, repens* und *Shallon*,

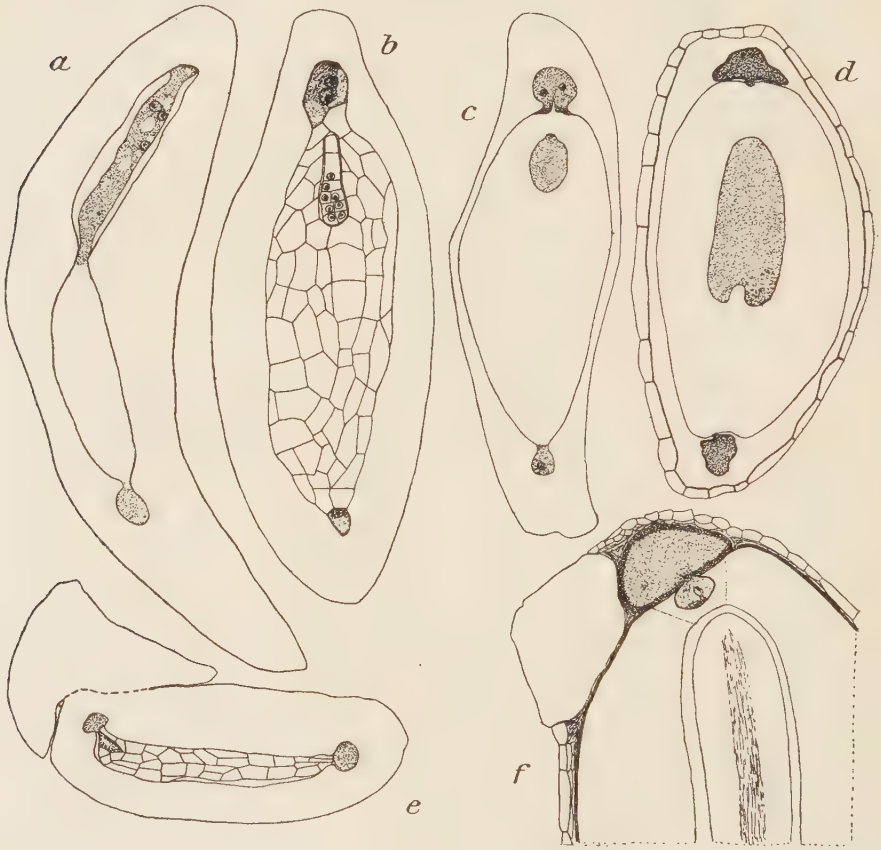

Fig. 4. Samenanlagen mit Endospermhaustorien. *a, Kalmia glauca* ($\frac{6,5}{1}$); *b, Cassiope tetragona* ($\frac{1\,6\,0}{1}$); *c, Rhododendron lapponicum* ($\frac{6,5}{1}$); *d, Cassiope hypnoides* ($\frac{1\,8\,5}{1}$); *e, Arctostaphylos uva ursi* ($\frac{3,7}{1}$); *f, A. alpina* ($\frac{3,7}{1}$).

[1] Wahrscheinlich hat Peltrisot (*112*) diese Bildungen bei noch einigen Arten gesehen, obgleich dies weder aus seiner Beschreibung, noch aus seinen Figuren deutlich hervorgeht.

Kalmia glauca (Fig. 4 *a*), *Rhododendron lapponicum* (Fig. 4 *c*), *Vaccinium microcarpum*, *Myrtillus* und *Oxycoccus]*. Jene Haustorien sind somit bei wenigstens 47 Arten, die sich auf alle Unterfamilien und acht der zehn Tribus (*35*) der *Ericaceae* verteilen, beobachtet. Sie wurden bei keiner bis jetzt studierten Art vergebens gesucht. Man kann daher annehmen, dass sie auch bei den übrigen vorkommen. Das Vorkommen der Endospermhaustorien von der soeben geschilderten Ausbildung kann demnach vorläufig als ein Familienmerkmal so gut wie irgend eines aufgefasst werden.

Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Haustorien in der Regel anfangs mehrzellig sind. In dem grösseren, dem Mikropylhaustorium, ist dies besonders deutlich (vgl. Fig. 3 *h*). Vielleicht besteht das öfters kleinere Chalazahaustorium bisweilen aus einer einzigen Zelle. Jede Zelle ist zuerst einkernig. Bald teilen sich aber die Kerne, ohne dass Wände gebildet werden. Wenigstens die späteren Teilungen scheinen amitotisch zu verlaufen. Die Zellbegrenzungen werden aufgelöst. Auf dem Höhepunkt der Entwicklung besteht somit jedes Haustorium aus einem einzigen Zelleib oder richtiger aus einem Teil eines solchen, der durch einen engen Kanal mit dem zentralen Endosperm in Verbindung steht. Die Kerne sind jetzt mehr oder weniger deutlich hypertrophiert. Artopoeus und Peltrisot haben bei einigen Arten in den Haustorien halbreifer Samen verzweigte Zellulosebalken gesehen. Ich habe solche Bildungen bei *Pernettya mucronata*, *Vaccinium uliginosum* und *vitis idaea* gefunden. Wenn die Samen sich der Reife nähern, degenerieren die Haustorien und werden grösstenteils verdrängt. In reifen Samen findet man daher nur braune Reste, die bei einigen Arten so unbedeutend sind, dass sie leicht übersehen werden können.

Die Gestalt und der Ausbildungsgrad der Haustorien schwanken bei den verschiedenen Arten erheblich, worauf bereits Peltrisot aufmerksam machte. Fast stets ist das chalazale kleiner als das mikropylare. Bisweilen ist der Unterschied nur unbedeutend, z. B. bei *Arbutus*, *Vaccinium*, *Arctostaphylos*, bei anderen sehr augenfällig, vielleicht am grössten bei *Calluna*, *Erica*, *Bruckenthalia*. Im übrigen will ich hier nur auf Peltrisots und meine Figuren (3 *i*, 4 *a—f*) hinweisen.

Peltrisot (*112*, S. 85) hat auch darauf hingewiesen, dass systematische Hilfsmerkmale der Entwicklungsgeschichte der Samen entnommen werden können. Für die Gruppierung der Ericaceen könnte sie gewiss grosse Dienste leisten. Die Untersuchungen müssen aber

erst über viel zahlreichere Typen, als die bisher studierten, ausgedehnt werden. Peltrisot hat die Arbeit in verdienstvoller Weise begonnen und hat auch einige systematische Schlüsse ziehen können. Er war sich auch dessen bewusst, dass man mit grösster Vorsicht verfahren müsse, was ich auch nachdrücklich hervorheben will. Ein auffallendes Beispiel liefert u. a. die Gattung *Kalmia*. Peltrisot (*112*, S. 56 u. 57; Fig. 110—112) hat Figuren mitgeteilt, die u. a. die Ausbildung der Haustorien bei *K. angustifolia* und *myrtifolia* zeigen, und sagt, dass sie niemals eine besonders kräftige Entwicklung erreichen. Bei *K. glauca* aber habe ich das Mikropylhaustorium ausserordentlich gross gefunden. Auf einem frühen Entwicklungsstadium ist es fast ebenso gross, wie das ganze übrige Endosperm (Fig. 4 *a*).

Die Reservestoffe des Endosperms und des Embryo sind hauptsächlich aus Proteinkörnern und fettem Öl zusammengesetzt.

6. *Andere Veränderungen im reifenden Samen.*

Von den übrigen Vorgängen in den befruchteten Samenanlagen mögen hier nur ein paar angeführt werden. Bei mehreren Arten habe ich in den Umgebungen der ehemaligen Mikropyle in reifenden Samen einige verholzte Zellen gesehen. Im reifen Samen der meisten Arten findet man ausserhalb des Endosperms nur die zur Samenschale umgebildete Epidermis. Bei einigen Arten mit langgestreckten Samen finden sich indessen an den beiden Polen ausserdem einige leere Zellen. Nach Peltrisot (*112*, S. 29) sind ihre Wände bei *Gaultheria procumbens* etwa in derselben Weise wie diejenigen der Epidermiszellen verdickt. *Pernettya mucronata* stimmt nach meiner Beobachtung mit dieser Art überein. Jene Gattungen werden ja von mehreren Systematikern als nahe Verwandte betrachtet. Dagegen fand ich die betreffenden Zellen bei *Gaultheria punctata* nicht. Soeben wurde erwähnt, dass die Epidermis allein die Samenschale bildet. Besonders die Innen- und Seitenwände werden in verschiedenem Grade verdickt und von Poren wechselnder Ausbildung durchsetzt. Bei allen untersuchten Arten mit Ausnahme von *Andromeda polifolia* ist die Samenschale einschichtig. Bei dieser Art wird sie durch perikline Teilungen der Epidermiszellen mehrschichtig [nach Peltrisot (*112*, S. 36) und meinen bestätigenden Beobachtungen]. Peltrisot fand sie einschichtig auch bei den nächstverwandten Gattungen. Ich

selbst fand dasselbe bei der gleichfalls verwandten *Cassiope (hypnoides* und *tetragona).*

Zuletzt will ich die Aufmerksamkeit auf eine eigentümliche Bildung bei *Arctostaphylos alpina* und *uva ursi* lenken. Ich meine den von Schroeter (*125*, S. 154 u. 162) abgebildeten Arillus. Ich habe seine Entwicklung bei dieser Art verfolgt. Der Funiculus der befruchtungsreifen Samenanlage ist ziemlich angeschwollen. Nach der Befruchtung wächst er schnell an und verbreitet sich um den proximalen Teil der Samenanlage herum (Fig. 4 *e*). Dieser Arillus erreicht bald seine maximale Ausbildung. In reifen Samen tritt er weniger hervor, aber noch deutlich. Seine biologische Bedeutung ist schwer zu verstehen. Bei *A. alpina* habe ich den Arillus nur in fast reifen Samen gesehen. Er ist hier weniger kräftig als bei der vorigen Art (Fig. 4 *f*).

B. **Clethraceae.**

Zu dieser Familie wird gewöhnlich nur die Gattung *Clethra* gerechnet, die aber auch von mehreren Systematikern als eine anomale Gattung den *Ericaceen* untergeordnet wird. Von diesen weicht sie u. a. durch das Vorkommen eines ziemlich typischen Endotheciums in den Antherenwänden ab [Artopoeus (*3*, S. 337)]. Die Pollenkörner sind einfach, eine Eigenschaft, die sie mit *Erica stricta* teilt (vgl. oben). Der Fruchtknoten enthält drei Fächer, jedes mit zahlreichen anatropen Samenanlagen, die an einer schildförmigen, frei herabhängenden Plazenta befestigt sind. Agardh (*1*, Tab. IX, Fig. 4) beschreibt sie bei *C. alnifolia* als heterotrop, eine Angabe die ich für *C. arborea* bestätigen konnte.

Die erste Entwicklung der Samenanlagen ist nicht untersucht worden. Die befruchtungsreife Samenanlage von *C. alnifolia* wurde aber von Peltrisot (*112*, S. 68 u. Fig. 146) beschrieben und abgebildet. Ich selbst habe nur Alkoholmaterial von *C. arborea* zur Verfügung gehabt. Ich habe jedoch feststellen können, dass die frühere Entwicklung völlig mit derjenigen der *Ericaceen* übereinstimmt. Im jungen Nuzellus liegt die Embryosackmutterzelle subepidermal. Die innerste Schicht des einzigen kräftigen Integuments wird früh als ein ungewöhnlich deutlich markiertes Tapetum ausgebildet. Der Embryosack ist ganz normal gebaut.

Über die spätere Entwicklung der Samenanlagen liegen einige Angaben von Artopoeus (*3*, S. 344) und Peltrisot (*112*, S. 68 u.

Fig. 146—151) vor. Jener hat nur reife Samen untersucht, wo er Reste zweier Haustorien fand. Dieser hat auch den Ursprung der betreffenden Bildungen untersucht. Sie gehören zu dem Endosperm. Sie werden als verhältnissmässig klein beschrieben (im Vergleiche mit denjenigen der *Ericaceen*). Er untersuchte auch die aus nur einer Zellschicht (der Epidermis) bestehende Samenschale. Aus seiner Fig. 148 und seinen allgemeinen Ausführungen (*112*, S. 81) ist es deutlich, dass er dem Endosperm eine Entstehung durch freie Zellbildung zuschreibt. Die allerjüngsten Stadien hat er aber augenscheinlich nicht studiert. Seine Auffassung ist auch hier unrichtig. Bald nach der Befruchtung wird die primäre Endospermzelle durch eine Querwand in zwei gleich grosse Zellen zerlegt. Durch den nächsten Teilungsschritt entsteht eine axile Reihe von vier Zellen. Das Endosperm wird somit auch bei *Clethra* durch fortwährende Zellteilung gebildet. Von den Haustorien war noch nichts zu sehen. Spätere Stadien habe ich nicht gesehen. Wahrscheinlich erstreckt sich die Übereinstimmung mit den *Ericaceen* auch auf die spätere Entwicklung.

Hallier (*59*, S. 75) rechnet hierher auch die Gattungen *Actinidia, Clematoclethra, Saurauia (Dilleniaceae), Tremanthera (Ternstroemiaceae), Byblis* und *Roridula (Droseraceae)*, welche gewöhnlich zu den in Klammern angeführten Familien gerechnet werden. Lang (*92*) untersuchte *Byblis*, und versetzte sie, zum Teil ihrer Embryologie wegen, zu den *Lentibulariaceae*, eine Auffassung die später auch Engler (z. B. *40*, S. 200) billigte. Auch bei dieser Gattung finden sich zwei Endospermhaustorien, die jedoch von den bei *Clethra* vorkommenden erheblich abweichen. Bei *Byblis* spriessen nämlich mehrere Endospermzellen an der Mikropyle und der Chalaza hyphenartig in die umgebenden Gewebe hinein (*92*, S. 203 u. Fig. 77 u. 78). Sie sind eher mit den Haustorialzellen, die auf späteren Entwicklungsstufen des Endosperms bei einigen Arten, z. B. *Veronica Chamaedrys* (*124*, S. 30) auftreten, als mit Haustorien des bei *Clethra* vorkommenden Typus vergleichbar. Die Antheren von *Byblis* öffnen sich durch terminale Poren. Eine fibröse Schicht ist im grössten Teil der Anthere nicht ausgebildet (*92*, S. 196). — Über die anderen Gattungen liegen keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vor. Solche wären sehr erwünscht. Vielleicht könnten sie Aufschlüsse über die von z. B. Hallier, v. Wettstein u. a. vermutete Ableitung der *Bicornes*-Reihe von den *Ochnaceae* oder den nächststehenden Familien (v. Wettsteins *Guttiferales*) geben.

C. Epacridaceae.

Diese Familie umfasst etwas mehr als 300 Arten, die fast ganz auf die südliche Hemisphäre beschränkt sind. Die meisten gehören zu der Flora von Australien und den umliegenden Inseln. Nur die monotype Gattung *Lebetanthus* ist im südlichsten Süd-Amerika heimisch. Obgleich besonders *Epacris*- und *Styphelia*-Arten in europäischen Gärten oft kultiviert werden, ist über die Embryologie der Familie nur wenig bekannt.

Die Samenanlagen sind anatrop. In jedem Fruchtfach kommen 1—∞ vor. Unter den mehrsamigen Typen sind sie nach Agardh (*1*, Tab. IX, Fig. 12) bei *Sprengelia incarnata* heterotrop. Bei *Epacris impressa* fand ich sie wie bei den wenigsamigen *Erica*-Arten orientiert (vgl. oben). Wahrscheinlich sind sie auch bei den übrigen mehr oder weniger heterotrop. Das dem Anschein nach abweichende Verhalten von *Dracophyllum secundum* wurde bereits oben besprochen. Bei den *Styphelieen*, die die Formen mit einsamigen Fruchtfächern umfassen, sind die Samenanlagen nach Bentham et Hooker (*7*, II, S. 608) und Baillon (*5*, S. 148 u. 203) anatrop, hängend mit dorsaler Raphe, demnach apotrop. Artopoeus (*3*, S. 344) gibt sie bei *Styphelia* als epitrop an.

Über die früheste Entwicklung der Samenanlagen war bisjetzt nichts bekannt. Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich auf zwei im hiesigen Kalthause kultivierte Exemplare von *Epacris impressa*. In den jüngsten von mir untersuchten Blütenknospen (am 10. Oktober 1912) waren alle Blütenteile angelegt. In den deutlich abgesetzten Antheren der Staubblätter hatte die Differenzierung der zwei Archespore begonnen. Im Fruchtknoten waren die Plazenten deutlich markiert, von Samenanlagen waren keine Spuren zu sehen. Die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen wurde am 20. November in einigen Blüten gesehen. Die haploide Chromosomenzahl betrug hier 13 (Fig. 5 *a*). In anderen Blüten war das Tetradenpollen bereits fertig ausgebildet, die einzelnen Zellen aber noch einkernig. Die Embryosackmutterzelle war jetzt als eine subepidermale Nuzelluszelle sichtbar. Das einzige Integument der Samenanlage war auch zu sehen. Am 28. November fand ich in gewissen Samenanlagen vierzellige Tetraden (Fig. 5 *b*), in anderen befand sich der Archesporkern noch in der Synapsis. Die hinterste Tetradenzelle entwickelt sich in normaler Weise zum Embryosack. Die übrigen Teile des Nuzellus werden verdrängt.

Die innere Struktur der Samenanlagen ist kaum von anderen als Hofmeister (*71*, S. 636) und Artopoeus (*3*, S. 344) studiert worden. Ihre Angaben sind aber sehr summarisch gehalten. Der Embryosack ist von einem Tapetum umgeben. Es wird aus der innersten Schicht des Integuments gebildet (nach Artopoeus bei *Epacris impressa* und *Styphelia*-Arten).[1] Hofmeister (*70*, S. 185; *71*, S. 535) führt die *Epacridaceen* unter den Familien, deren Endosperm durch sukzessive Zellteilung ausgebildet wird, auf. Artopoeus hat nachgewiesen, dass das Vorderende des Embryosackes bei *Epacris impressa* und *Styphelia*-Arten namentlich nach der Befruchtung zu einem Haustorium erweitert wird. Dagegen scheint er kaum irgend ein Haustorium an der Chalaza gesehen zu haben. Abbildungen wurden nicht mitgeteilt.

Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich auf einige Beobachtungen an *Epacris impressa* und *Lebetanthus americanus*,[2] welche Vertreter von zwei der drei von Drude (*35*) aufgenommenen Tribus sind. Zum dritten gehört u. a. *Styphelia*.

Bei *Epacris impressa* wächst der befruchtende Pollenschlauch durch die Mikropyle zum Eiapparat heran. Die eine Synergide wird zerstört. Die Antipoden sind bereits in diesem Zeitpunkt degeneriert. Die primäre Endospermzelle wird bald quergeteilt (Fig. 5 *c*). Durch eine zweite Querteilung beider Zellen entsteht eine Reihe von vier hinter einander liegenden Endospermzellen. Jetzt entstehen auch Längswände, am häufigsten zuerst in den zwei mittleren Zellen (Fig. 5 *d*). Terminale Zellen wachsen zu Haustorien aus. Das mikropylare ist etwas grösser als das chalazale (Fig. 5 *e*). Auch bei *Lebetanthus* kommen zwei Endospermhaustorien vor (Fig. 5 *f*). In den völlig entwickelten Haustorien sind die Zellbegrenzungen aufgelöst. Bei *Lebetanthus* — die Samen waren fast reif — war das Plasma von zahlreichen Zellulosebalken durchsetzt (Fig. 5 *g*). Sie schienen stets von der stark verdickten Wand des Haustoriums auszustrahlen. Die meisten Endospermzellen sind mit Proteinkörnen vollgepfropft. Nur die den Haustorien nächstliegenden

[1] Hofmeister hat diese Schicht bei *Epacris grandiflora* als zu dem Nuzellus gehörend unrichtig aufgefasst.

[2] Von dieser Art untersuchte ich Alkoholmaterial, das von P. Dusén an der Magellans-Strasse am 16. April 1896 eingesammelt wurde. Eine unrichtige Angabe von sowohl Bentham et Hooker (*7*, II, S. 616) als Drude (*35*, S. 73) mag hier berichtigt werden. Sie geben die Fruchtfächer von *Lebetanthus* als 1—2-samig an. Im Dusén'schen Material fand ich stets in jedem Fache mehrere entwickelte Samen.

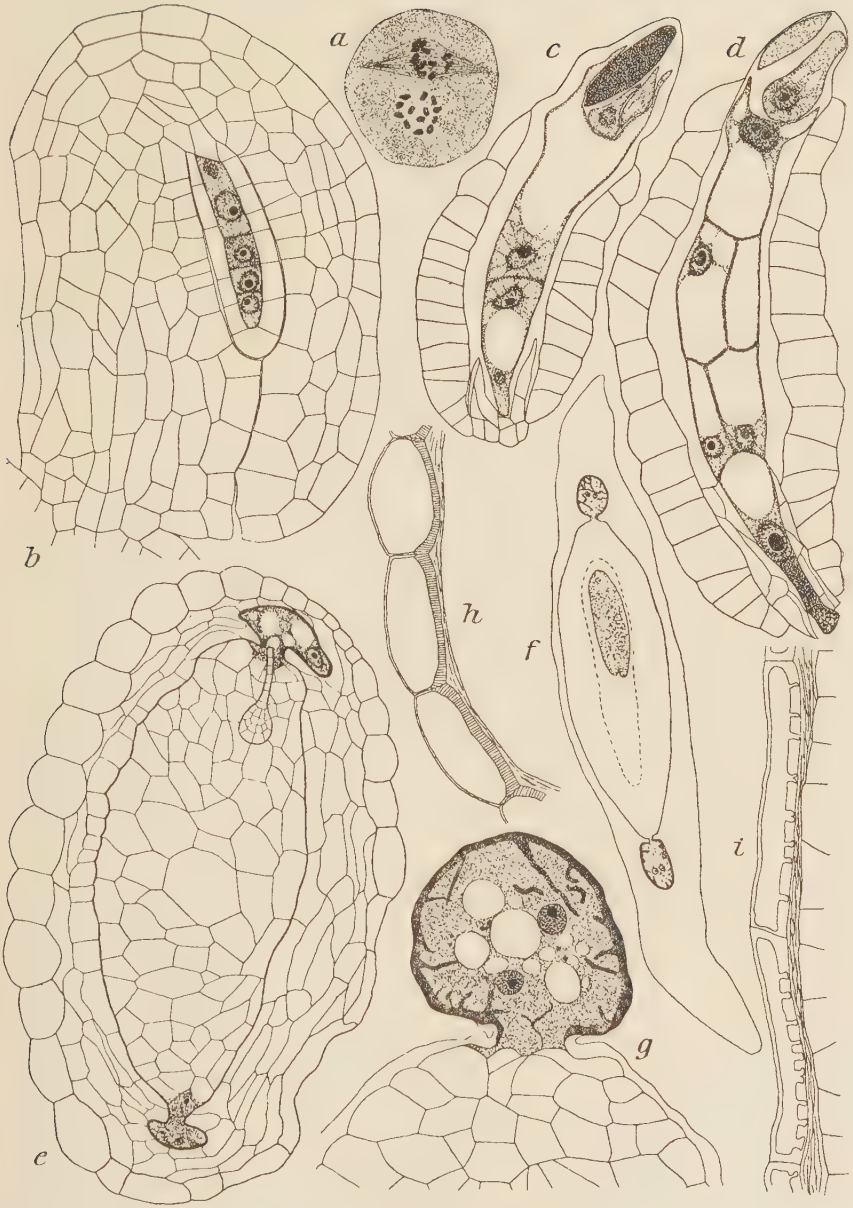

Fig. 5. *a—e, h, Epacris impressa; a,* Homöotypische Spindeln in einer Pollenmutterzelle ($\frac{1400}{1}$); *b,* Samenanlage mit Tetrade ($\frac{580}{1}$); *c* u. *d,* zwei- und sechszelliges Endosperm ($\frac{425}{1}$); *e,* halbreifer Samen mit Endospermhaustorien ($\frac{1\frac{1}{1}5}{1}$); *h,* Samenschale ($\frac{2\frac{2}{1}0}{1}$). — *g, f, i, Lebetanthus americanus; g,* Mikropylhaustorium ($\frac{3\frac{1}{1}5}{1}$); *f,* fast reifer Samen ($\frac{55}{1}$); *i,* Samenschale ($\frac{3\frac{1}{1}5}{1}$).

bilden eine Ausnahme. Das Embryo von *Epacris* wird von einem langen Suspensor getragen. In fast reifen Samen von *Styphelia glauca* habe ich an aufgeweichtem Herbarmaterial Reste der zwei Haustorien gesehen.

Bei *Epacris*, *Lebetanthus* und *Styphelia* habe ich eine einschichtige Samenschale gefunden. Die Verschiedenheiten bei den ersten beiden Gattungen sind aus den Fig. 5 *h* u. *i* ersichtlich. Bei *Styphelia* war sie sehr schwach mit dünnen Wänden. Ihre Funktion hat ja auch der Fruchtstein übernommen.

Zuletzt will ich auf die auffallende Analogie zwischen der Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen von *Epacris*, *Lebetanthus* und *Styphelia* einerseits und der von z. B. *Erica*, *Ledum* (o. *Kalmia*) und *Arctostaphylos* bezw. andererseits hinweisen.

D. Pyrolaceae.

Nach Drude (*35*) gehören zu dieser Familie 10, davon 7 monotype Gattungen. Alle ausser *Pyrola* und *Chimaphila* (*Pyroloideae*) sind chlorophyllfreie Saprophyten, die die Unterfamilie *Monotropoideae* bilden. Sechs Gattungen sind auf Nord-Amerika beschränkt.

Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Blüte, namentlich der Samenanlagen, liegen für *Chimaphila*, *Pyrola*, *Monotropa* und *Sarcodes* vor. Die Samenanlagen von *Monotropa Hypopitys* gehören zu den am liebsten untersuchten embryologischen Objekten. Die Embryologie gewisser *Pyrola*-Arten ist desgleichen wohl bekannt. Besonders, um mir eine auf eigene Beobachtungen begründete Auffassung zu verschaffen, fixierte ich einiges Material von den mir zugänglichen Arten, und zwar besonders von allen sechs skandinavischen *Pyrola*-Arten. Leider fehlen mir aber grösstenteils diejenigen Stadien, die ich namentlich zu sehen wünschte. Ich habe auch einige Präparate, die mir Prof. Dr. O. Juel zur Verfügung stellte, untersucht. Meine unten mitgeteilten Angaben sind somit nur einige ziemlich unbedeutende Ergänzungen zu den Angaben früherer Forscher, aus welchen ich nur solche Tatsachen erwähne, die für unten zu erörternde Fragen ins Gewicht fallen.

Die Blüten aller von mir untersuchten *Pyrola*-Arten (*P. chlorantha*, *media*, *minor*, *rotundifolia*, *secunda* und *uniflora*) werden in dem der Anthese vorhergehenden Jahre angelegt. Warming (*149*, S. 61) hat dies bereits für *P. rotundifolia* nachgewiesen und auch angegeben, dass alle Blütenteile in der überwinternden Knospe entwickelt sind.

Bei den Arten mit traubenförmigen Blütenständen (allen nordischen ausser *P. uniflora*) fand ich im Frühling, bevor eine sichtbare Entwicklung stattgefunden hatte, die obersten Blüten kaum angelegt, während die untersten weit fortgeschritten waren. Die vier Archespore der Antheren waren deutlich. Ihre Zellen hatten aber noch nicht das Pollenmutterzellstadium erreicht. In den Fruchtknoten war von den Samenanlagen nichts zu sehen. Bei *P. uniflora*, die früher als unsere anderen Arten blüht, fand ich am 21. April 1912 Pollenmutterzellen in den Antheren und die ersten Anlagen der Samenknospen am Zentrum der Plazenten. Dagegen fanden sich keine an deren Peripherie. Sie entstehen somit in zentrifugaler Folge, was auch von den übrigen Arten gilt. Bei diesen erreichen die ältesten Blüten die soeben für *P. uniflora* geschilderte Entwicklungsstufe im mittleren Schweden erst Mitte Juni.

Agardh (*1*, S. 87) gibt die Samenanlagen der *Pyrolaceen* als heterotrop an. Bei den *Pyrola*-Arten fand ich sie nicht so regelmässig angeordnet, was aber mit ihrer so ausserordentlich grossen Anzahl zusammenhängen könnte.

Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen und der Embryosackmutterzelle geht dem Aufblühen nur kurz voraus. Die bei der Anlegung der Samenanlagen wahrzunehmende Ungleichzeitigkeit setzt sich auch später fort. Die Archesporkerne sind sehr klein. Ich habe jedoch feststellen können, dass die haploide Chromosomenzahl bei *Pyrola chlorantha*, *rotundifolia* und *uniflora* 16 beträgt. Bei *P. media* ist sie vielleicht etwas höher. Die Pollenkörner der meisten *Pyrola*-Arten sind zu Tetraden vereinigt; bei *P. secunda* und den *Monotropoideen* sind sie frei. Die völlig entwickelten Pollenkörner von *Pyrola rotundifolia*, *secunda* und *uniflora* habe ich zweikernig gefunden. Die generative Zelle war somit ungeteilt, was bereits Strasburger (*137*, S. 21) für *P. rotundifolia* und Oliver (*107*, S. 317) für *Sarcodes sanguinea* nachwiesen. Bei allen bisjetzt untersuchten Arten [vier *Pyrola*-Arten und *Monotropa Hypopitys* (*3*, S. 328 u. 334), *Sarcodes* (*107*, S. 317)] fehlen den Antherenwänden fibröse Zellen wenigstens im grössten Teil des Pollensackes.

Die frühere Entwicklung der Samenanlagen ist nur bei *Monotropa Hypopitys* [Strasburger (*137*, S. 34); Koch (*89*)] und *Sarcodes* [Oliver (*107*, S. 321 u. 322)] untersucht worden. Bei allen *Pyrolaceen* kommt ein einziges Integument vor. Der Nuzellus besteht aus der Epidermis und einer axilen Zellreihe. Bei den beiden erwähnten Arten werden niemals mehr als d r e i Tetradenzellen aus-

gebildet. Die unterste entwickelt sich in normaler Weise zum Embryosack. Die übrigen Teile des Nuzellus werden ganz verdrängt. Die Entwicklung der *Pyrola*-Arten stimmt mit derjenigen der genannten Arten in der Hauptsache überein. Nur bei *P. rotundifolia* habe ich bisweilen vier Tetradenzellen gefunden (Fig. 6 *a*). Bei *P. secunda* und *uniflora* habe ich nie mehr als deren drei gesehen.

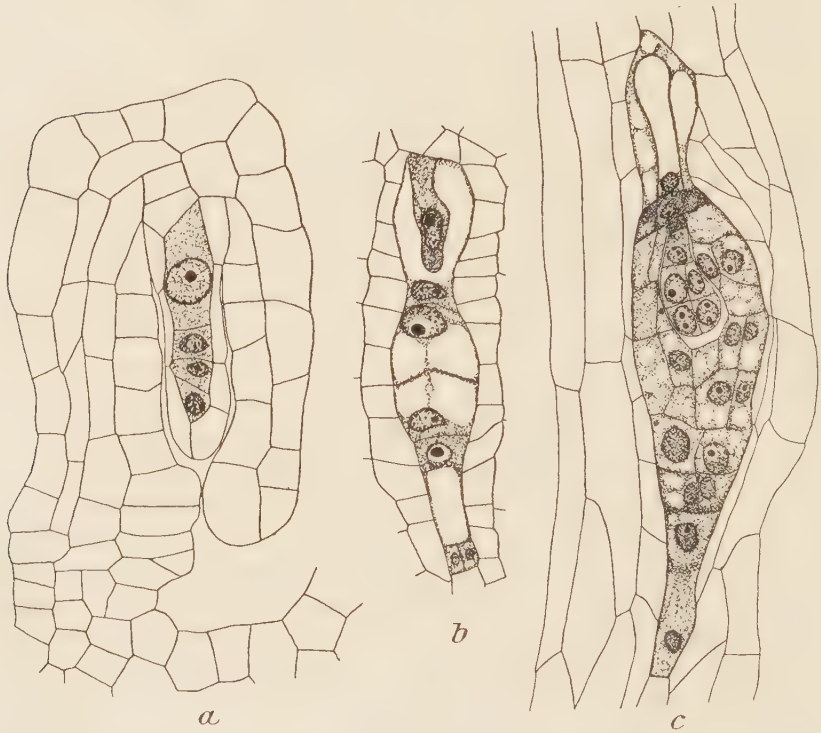

Fig. 6. *a*, *Pyrola rotundifolia*, Samenanlage mit Tetrade ($^{6\,3\,5}_{1}$); *b*, *P. rotundifolia*, vierzelliges Endosperm ($^{3\,8\,0}_{1}$); *c*, *P. secunda*, Endosperm und Embryo eines fast reifen Samens ($^{2\,6\,5}_{1}$).

Die Befruchtung und die spätere Entwicklung der Samenanlagen sind besonders bei *Monotropa*- und *Pyrola*-Arten sehr genau untersucht worden. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Überall scheinen wie bei den *Ericaceen* zuerst Querwände zu entstehen. Es wird eine axile Reihe von vier etwa gleich grossen Zellen gebildet. Dies ist wenigstens für *Monotropa Hypopitys*[1]

[1] Die Angaben Hofmeisters (*67*, S. 35, Taf. XII, Fig. 11 u. 15; *71*, S. 635) und Peltrisots (*112*, S. 76) sind nicht ganz zutreffend. Peltrisot ist der Ansicht, dass Zellbegrenzungen erst nach der Bildung von vier Kernen entstehen.

[Strasburger (*137*, S. 70, Taf. IV, Fig. 136—140); Koch (*89*, S. 228, Taf. X, Fig. 10 u. 11)] und *uniflora* [Shibata (*128*, S. 706)], *Sarcodes* [Oliver (*107*, S. 322, Pl. XIX, Fig. 36 u. 37, Pl. XX, Fig. 39)], *Pyrola rotundifolia* [Hofmeister (*71*, Taf. XXV, Fig. XIX)], *chlorantha* und *uniflora* [Peltrisot[1] (*112*, S. 70 u. 72, Fig. 154, 156 u. 160)] nachgewiesen. Ich habe die Beobachtung Hofmeisters über *P. rotundifolia* bestätigt (Fig. 6 *b*) und kann *P. minor* hinzufügen. Die weiteren Teilungen scheinen nach den ziemlich übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher auf die beiden zentralen Zellen beschränkt zu sein. Die terminalen Zellen degenerieren kurz vor der Reife des Samens und sind noch in reifen Samen als braune Reste sichtbar. Sie können als ein reduziertes Gegenstück zu den Endospermhaustorien der *Ericaceen* u. a. betrachtet werden.

Das Endosperm verdrängt die seine Seiten umgebenden Gewebe mit Ausnahme der Epidermis, die zur Samenschale umgewandelt wird. In den beiden Enden bleiben auch einige unterliegende Zellen zurück. Sie sind mit Luft erfüllt und bilden eine Art Flugapparat.

E. Rückblick auf die vorigen Familien; über die systematische Bedeutung einiger entwicklungsgeschichtlicher Merkmale.

Wir haben jetzt einige Züge aus der Entwicklungsgeschichte der Blüte einiger Vertreter der vier unbestrittenen *Bicornes*-Familien kurz geschildert. Es dürfte aus dieser Übersicht hervorgehen, dass wenigstens die bisjetzt untersuchten *Ericaceen*, *Clethraceen*, *Epacridaceen* und *Pyrolaceen* in dieser Hinsicht übereinstimmen. Man kann in der Tat auf keinen wichtigeren Unterschied hinweisen. Wir wollen aber auch nachsehen, ob einige der oben beschriebenen Verhältnisse derartig sind, dass sie zur Charakterisierung der *Bicornes* als Reihe beitragen könnten. Wir wollen dabei drei Hauptpunkte betrachten, und zwar den Bau der Antheren und des Pollens, den Bau der Samenanlagen und die Entwicklungsgeschichte des Endosperms.

[1] Vielleicht sah Peltrisot dasselbe Verhalten auch bei anderen Arten. Er gibt es für *Pyrola* als allgemeingültig an.

1. *Bau der Antheren und des Pollens.*

Die Antheren der meisten *Bicornes*-Typen öffnen sich bekanntlich durch apikale Poren. Bereits Chatin (1870) (*22*, S. 31) wies das Fehlen einer sogen. fibrösen Schicht in der Antherenwand bei den von ihm untersuchten *Ericaceen*, *Epacridaceen* und *Pyrolaceen* nach. Artopoeus (*3*) untersuchte, wie schon oben erwähnt wurde, dieses Verhalten näher, besonders bei mehreren *Ericaceen*. Wir haben auch erwähnt, dass er bei *Clethra* ein ziemlich typisches Endothecium fand. Das Fehlen eines differenzierten Endothecium bei den genannten und anderen Typen, wo die Antheren sich in der gleichen Weise öffnen, wurde von Chatin (*22*, S. 31) in ursächlichen Zusammenhang mit dem Öffnungsmechanismus gestellt. Die *Polygalaceen* scheinen die einzigen untersuchten Dikotyledonen zu sein, deren Antheren sich apical öffnen, aber dessen ungeachtet eine fibröse Schicht in der ganzen Wand besitzen (*22*, S. 31; *23*, S. 1281). Chatin fand indessen, — und später haben auch andere Forscher noch einige derartige Beispiele gefunden — dass bei einigen wenigen Typen, wo die Antheren sich durch Längsspalten öffnen, eine fibröse Schicht desgleichen fehlt (*22*, S. 31, 61 u. 74). Dies muss sehr eigentümlich scheinen, da man bekanntlich der Ansicht ist, dass bei solchen Typen das Öffnen der Antheren von dieser Schicht in irgend einer Weise bewirkt wird. Bei mehreren Formen, deren Antheren sich durch Längsspalten öffnen, sind die fibrösen Zellen auf die Ränder der Spalten beschränkt. Man kann demnach vielleicht gewisse Formen, bei denen sie ganz verschwunden sind, als weiter reduzierte Typen dieser Serie betrachten. In anderen Fällen scheint das Fehlen des Endothecium mit anderen eigentümlichen Öffnungsmechanismen in Zusammenhang zu stehen. In noch anderen Fällen darf es meiner Ansicht nach in anderer Weise erklärt werden. Dies gilt namentlich von den sicher hierhergehörigen *Bicornes*-Typen, und zwar *Leiophyllum buxifolium* und *Loiseleuria procumbens (Ericaceae)*, *Epacris impressa* und *longiflora*, *Styphelia lanceolata* und *Richei (Epacridaceae)* und *Monotropa Hypopitys (Pyrolaceae)* (vgl. oben u. *3; 22*, S. 96, Pl. X, Fig. 8). Von diesen gehören die zwei ersten zu den sehr wenigen *Ericaceen*, die ihre Antheren durch Längsspalten öffnen (*7*, II, S. 564 u. 578). Diese sind gewiss abgeleitete Typen der Familie. Es scheint mir daher wahrscheinlich, dass das Fehlen des Endothecium bei diesen beiden Arten von anderen vererbt worden ist, deren Antheren in

der für die *Ericaceen* charakteristischen Weise sich geöffnet haben. Anstatt ein Endothecium wieder zu erwerben, haben die genannten Arten, um dieselbe Wirkung zu erreichen, die Epidermis kräftiger als gewöhnlich entwickelt [vgl. Artopoeus (*3*, S. 339) und oben]. Dieselbe Erklärung kann betreffs der *Epacridaceen*, welche wohl von *Ericaceen* abstammen, und *Monotropa*, da die übrigen untersuchten *Pyrolaceen* mit der Mehrzahl der *Ericaceen* übereinstimmen, angewendet werden. Vielleicht gilt dasselbe von mehreren der übrigen. Vollständigere Untersuchungen sind aber nötig, bevor sichere Schlüsse erzielt werden können. Es ist demnach nicht möglich gewesen, eine auch nur annähernd genügende Erklärung aller Fälle, wo ein Endothecium fehlt, zu geben. Besonders mit Hinsicht auf die Verhältnisse in der *Bicornes*-Reihe, scheint es mir jedoch betreffs solcher Pflanzen, deren systematische Stellung nicht ganz sicher ist und deren Antheren sich durch Längsspalten öffnen, aber dessen ungeachtet kein Endothecium besitzen, als hätte man gute Gründe zu untersuchen, ob man nicht eine Verwandtschaft mit Formen annehmen könnte, bei denen die fibröse Schicht verändertem Öffnungsmechanismus zufolge verschwunden ist.

Die Pollenkörner der meisten *Bicornes*-Typen sind in Tetraden vereinigt. Bekannte Ausnahmen machen nur die *Clethraceen*, *Pyrola secunda*, die *Monotropoideen*, *Erica stricta*, die meisten *Epacridaceen* und die *Diapensiaceen*, aus. Die feinere Struktur des Tetradenpollens ist auch übereinstimmend. Nach Solms-Laubach (*132*, S. 173) kommen bei jeder Pollentetrade der *Ericaceen* sechs spaltförmige Austrittstellen für die Pollenschläuche vor. Jede Spalte ist zwei Pollenzellen gemeinsam. Denselben Bau fand Drude (*35*, S. 70) bei den betreffenden *Epacridaceen*.

2. *Bau der Samenanlagen.*

Bekanntlich wird der Orientierung und dem Bau der Samenanlagen eine grosse systematische Bedeutung zugeschrieben. Wir sahen oben, dass die Samenanlagen der mehrsamigen Typen in der Regel als heterotrop charakterisiert werden konnten. Dieser Umstand ermöglicht auch, die Verschiedenheiten bei denjenigen Formen zu erklären, wo in jedem Fruchtfach eine einzige Samenanlage vorkommt. Der Bau der Samenanlage ist bei den vier obigen Familien derselbe. Sie sind tenuinuzellat unitegmisch. Die innerste Schicht des Integuments ist als ein mehr oder weniger markiertes

Tapetum ausgebildet, das unmittelbar den grösseren Teil des schmalen achtkernigen Embryosackes umgibt.

Die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen ist auch im Wesentlichen übereinstimmend. Ein kleiner Unterschied liegt in dem häufigeren Vorkommen von 3 als 4 Tetradenzellen bei den *Pyrolaceen*, während 4 für die *Ericaceen* und die *Epacridaceen* charakteristisch sind. Derartige Schwankungen kommen ja aber in anderen Fällen nicht selten bei einer und derselben Art vor. Das Ausbilden von Tetradenzellen, von denen die unterste sich zum Embryosack entwickelt, ist aber gemeinsam. - - Eine andere Übereinstimmung, die hier kurz angeführt werden mag, liegt in der Entwicklung der Samenschale, die nur aus der Epidermis entsteht. Bei allen untersuchten Arten bleibt sie einschichtig, mit Ausnahme von *Andromeda polifolia*.

Die Anzahl der Integumente, eins bezw. zwei in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen geht aus den meisten systematischen Handbüchern hervor, am übersichtlichsten vielleicht doch bei VAN TIEGHEM (*144*). Ob Nuzellusteile um den befruchtungsreifen Embryosack persistieren oder nicht, ist besonders von VAN TIEGHEM (*144*) untersucht worden. Dieser Forscher verwendet bekanntlich diese beiden Verhältnisse als ersten Einteilungsgrund beim Aufstellen seines Dikotyledonen-Systems. Dass er die Bedeutung des Baus der Samenanlagen überschätzt, kann jedoch kaum bezweifelt werden. Aus seinen Übersichten geht aber hervor, dass tenuinuzellate unitegmische Samenanlagen bei zahlreichen Dikotyledonen vorkommen, von denen die meisten zu den Sympetalen gehören.

3. *Die Endospermbildung und ihre systematische Bedeutung.*

Die eigentümliche Entwicklung des Endosperms enthält aber die am meisten auffallende Erscheinung der ganzen Entwicklungsgeschichte des Samens. Wir können hier zwei Momente unterscheiden: das Entstehen des Endosperms durch sukzessive Zellteilung und das Vorkommen der Haustorien. Diese Erscheinungen sind allen bisjetzt eingehender untersuchten Vertretern der vier unbestrittenen *Bicornes*-Familien gemeinsam. Alle stimmen in folgenden Punkten überein: 1) die primäre Endospermzelle teilt sich zuerst in vier hinter einander liegende Zellen; 2) nachher entstehen auch Längswände; und 3) terminale Endospermzellen in den beiden Enden der Samenanlage werden zu Haustorien ausgebildet (bei den

Pyrolaceen liegt eine Modifikation vor). Alle diese drei Momente sind bei 8 *Ericaceen*, 1 *Clethracee*, 1 *Epacridacee* und 7 *Pyrolaceen* sicher konstatiert worden. Es ist demnach deutlich, dass die Entwicklungsgeschichte des Endosperms für die typischen *Bicornes*-Familien charakteristische Züge enthält. Dass diese von systematischer Bedeutung sein müssen, geht ja schon aus ihrem ausnahmslosen Vorkommen bei allen bis jetzt untersuchten Vertretern der betreffenden Familien hervor. Es könnte sogar die Frage aufgeworfen werden, ob es mit Ausnahme von dem Bau und der früheren Entwicklung der Samenanlagen bei diesen irgend ein morphologisches Merkmal gibt, das mit einer derartig ausnahmslosen Regelmässigkeit nicht nur in einer Familie, sondern in allen vorkommt. Der Bau und die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen wechseln aber bekanntlich bei den Angiospermen verhältnismässig wenig. Wir müssen daher auch untersuchen, ob einige dieser Züge gerade für die *Bicornes*-Familien im Gegensatz zu den meisten anderen Familien charakteristisch sind.

Das Endosperm der Angiospermen kann in verschiedener Weise gebildet werden. Man kann zwei Haupttypen unterscheiden, die man gewöhnlich als Endospermbildung durch freie Zellbildung und als solche durch sukzessive Zellteilung zu charakterisieren pflegt. Der erste Typus ist der bei weitem häufigste. Er kommt bei den allermeisten Monokotyledonen, der überwiegenden Zahl der Choripetalen und mehreren Sympetalen vor. Hier entstehen durch die Teilungen des sekundären Embryosackkerns freie Kerne, die sich im Wandplasma des Embryosackes ziemlich gleichförmig verteilen. Früher oder später entstehen bei den meisten hierhergehörigen Pflanzen Wände zwischen den Kernen. Ein Endospermgewebe wird gebildet. Wenn nur wenige freie Kerne vor der Entstehung dieses Gewebes ausgebildet werden, bekommt man leicht, wenn nicht alle Entwicklungsstadien vorliegen, die Auffassung, dass das Endosperm schon von Anfang an zellular ist. Mehrere derartige Fehler sind auch tatsächlich begangen worden und machen einige Angaben in der Litteratur mehr oder weniger unsicher. Bei dem anderen Haupttypus folgt jede entstehende Zellwand unmittelbar auf eine Kernteilung. Dass dessen ungeachtet mehrkernige Zellen entstehen können, haben wir bereits gesehen. Zu dem betreffenden Typus gehörten die *Bicornes*-Familien. Er interessiert uns demnach natürlich in erster Linie und soll in eingehenderer Weise erörtert werden. Vorher wollen wir aber zwei andere Endosperm-

typen erwähnen, von denen die eine gewissermassen die zwei behandelten Haupttypen verbindet.

Bei einigen Pflanzen bleibt eine Teilung des sekundären Embryosackkerns ganz und gar aus. Nicht die kleinste Spur von einem Endosperm kommt zur Entwicklung. Dies gilt von fast allen *Orchideen* [vgl. von den neueren Untersuchungen z. B. *127* (S. 381)], den *Podostemaceen* (*152*, S. 72) und vielleicht zufällig von einigen anderen Arten. Zu entscheiden, ob dieser Typus von dem einen oder dem anderen Haupttypus abzuleiten ist, ist sehr schwierig. Wenigstens die *Orchideen* scheinen aber vom ersten Haupttypus abzuleiten zu sein. Dies geht aus dem fakultativen Vorkommen von bis vier freien Kernen hervor, was man bei *Cypripedium parviflorum* (*109*, S. 361) wahrgenommen hat.

Bei dem anderen beabsichtigten Typus wird unmittelbar nach der ersten Teilung des Embryosackkerns oberhalb der Antipoden eine kleine Zelle abgegrenzt. Bei den meisten hierhergehörigen Typen teilt sich ihr Kern nicht weiter. Bei anderen teilt er sich ein oder ein paar Maal, ohne dass jemals Wände zwischen den Kernen entstehen. Bei einigen anderen (*Saxifraga*-Arten, *Tillandsia* und gewissen *Burmanniaceen*) teilt er sich desgleichen ein oder einige Male, aber bei diesen entstehen später Wände. In der anderen, grösseren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet, welche, wenn ein Endospermgewebe überhaupt entsteht, dessen Hauptmasse bildet. Die folgenden Fälle von diesem Endospermtypus sind mir bekannt.

Alismataceae: Sagittaria variabilis (*123*, S. 260) u. *lancifolia* (*28*, S. 98).

Butomaceae: Limnocharis emarginata (*57*, S. 216).

Hydrocharitaceae: Elodea canadensis (wahrscheinlich, *116*, S. 304); *Vallisneria spiralis* (*15*, S. 440).

Potamogetonaceae: Potamogeton foliosus (*156*, S. 117; *157*, Pl. VII, Fig. 21, 23 u. 24), *lucens* (*29*, S. 213) u. *natans* (*72*, S. 345); *Ruppia rostellata* (*103*, S. 16); *Zannichellia palustris* (wahrscheinlich, *18*, S. 52).

Najadaceae: Najas flexilis (wahrscheinlich, *18*, S. 34).

Pontederiaceae: Eichhornia crassipes (*24*, S. 297); *Heteranthera limosum* (*24*, S. 294); *Pontederia cordata* (*24*, S. 296; *131*, S. 339).

Bromeliaceae: Tillandsia usneoides (*11*, S. 104, Pl. IX, Fig. 23).

Burmanniaceae: Burmannia candida (*43*, S. 179), *Championii* (*43* S. 179) u. *coelestis* (*42*, S. 165; *44*, S. 251); *Thismia javanica* (*9*, Pl. XV, Fig. 9).

Nymphaeaceae: Brasenia purpurea (*30*, S. 57; vgl. *26*, S. 382—383); *Cabomba piauhiensis* (*30*, S. 57; vgl. *26*, Pl. XVIII, Fig. 33 b). *Saxifragaceae: Saxifraga granulata* (*83*, S. 21 u. 26), *aizoides, Cymbalaria, Hirculus, oppositifolia* u. *tridactylites* (Verf.).

Es ist deutlich, dass dieser Typus verhältnismässig selten ist. Für die *Helobiae*-Reihe scheint er charakteristisch zu sein; sein Vorkommen ist in vier hierhergehörigen Familien festgestellt worden. Ich habe nicht finden können, dass es sichergestellt sei, dass irgend eine *Helobiae*-Form sich anders verhält. Wahrscheinlich ist die untere Zelle bei den untersuchten Formen, bei denen man sie nicht bemerkt hat, übersehen worden. Das Vorkommen dieses Typus bei den *Cabomboideen* scheint mir in noch einer Hinsicht eine Annäherung zwischen den *Nymphaeaceen* und den *Helobiae*-Familien zu bezeichnen. Von den übrigen betreffenden Monokotyledonen-Familien werden zwei von Engler zu seiner Reihe *Farinosae* gerechnet. Mit diesen teilen auch die *Burmanniaceen* das mehlige Nährgewebe der Samen (vgl. z. B. *81*, S. 515; *43*, S. 181). Vielleicht sind die *Burmanniaceen* besonders mit den *Bromeliaceen* näher verwandt, als man im allgemeinen angenommen hat.

Den zweiten Haupttypus, bei dem das Endosperm durch sukzessive Zellteilung gebildet wird, wollen wir jetzt etwas näher betrachten. Die Frage, die uns in erster Linie interessiert, ist die, ob dieser Endospermtypus eine derartige Verbreitung hat, dass sein Vorkommen ein Merkmal von grösserer Bedeutung darstellt. Die Ansichten der Forscher, die sich über diese Frage ausgesprochen haben, gehen weit aus einander. Die meisten Forscher späterer Zeit, die sich hiermit beschäftigt haben, wollen ihm fast jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprechen. Als für diese Betrachtungsweise repräsentativ will ich hier nur ein paar Aussprüche von Coulter and Chamberlain (*31*) anführen. Sie haben ohne Zweifel unter den jetzigen Forschern in der eingehendsten Weise die embryologische Litteratur überblickt und haben auch selbst zahlreiche diesbezügliche Untersuchungen ausgeführt oder geleitet. Ihre Ansichten müssen daher besonders schwerwiegend sein. Ich will aber hier ausdrücklich betonen, dass ähnliche Ansichten von anderen Forschern so wohl früher als später verfochten worden sind, obgleich ich es nicht notwendig finde, eine Übersicht hierüber zu geben.

Coulter and Chamberlain sprechen sich betreffs der systematischen Bedeutung embryologischer Verhältnisse oft sehr unbestimmt aus; und es scheint mir ziemlich deutlich, dass diese Frage ihre

Aufmerksamkeit nicht in höherem Grade in Anspruch genommen hat. Was aber namentlich die Entwicklung des Endosperms betrifft, sind ihre Aussprüche bestimmter. Nachdem sie erwähnt haben, dass beide Haupttypen unter den *Piperaceen* vorkommen, schreiben sie (*31*, S. 178): »It is evident from these differences in closely related genera, also noted by Hofmeister und Hegelmaier, that methods of endosperm formation can not indicate relationship». Andernorts sagen sie indessen, nachdem sie eine Liste aller derjenigen Familien, in denen sie Beispiele von Endospermbildung durch Zellteilung kennen, mitgeteilt haben (*31*, S. 176): »In fact, the chambered sac is distinctly lacking in the more important and characteristic groups of the Archichlamydeae..... Although most largely represented among Sympetalae, it will be noted that chambered sacs occur chiefly in saprophytic or parasitic forms, and among the Personales. The phenomenon seems thus to be associated with peculiar conditions of nutrition or a certain configuration of the embryo-sac».

Die letzten Aussprüche enthalten ja eigentlich eine Einräumung, dass der betreffende Endospermtypus auf gewisse Verwandtschaftskreise beschränkt ist und demnach eine gewisse systematische Bedeutung haben könnte. Mehrere Saprophyten und Parasiten gehören freilich zu diesem Typus, aber dies beweist noch nicht, dass die heterotrophe Lebensweise zur Entstehung von derartigem Endosperm bei den betreffenden Pflanzen beigetragen hat. Für Hofmeister (*71*, S. 538) war *Cuscuta* die einzige Ausnahme von der genannten Regel. Coulter and Chamberlain (*31*, S. 174) führen auch keine andere an. Es sind jedoch noch einige bekannt. Ich kenne unter den Dikotyledonen die folgende: *Epirrhizanthes elongata* (*158*, S. 415), *Voyria*-Arten (*81*, S. 521) (obgleich bei gewissen von diesen nur 3—6 Endospermzellen ausgebildet werden), *Pilostyles ingae* (*39 a*, Taf. XX, Fig. 11), *Rafflesia Patma* (*45*, S. 182) und *Rochussenii* (*133*, S. 19 u. 21) und wahrscheinlich *Cytinus Hypocistis* (*2*, Tav. VII, Fig. 8), obgleich Arcangeli (*2*, S. 167) selbst hierin nicht sicher ist, demnach Vertreter der *Polygalaceen*, *Gentianaceen* und *Rafflesiaceen*[1]. Die letzten gehören bekanntlich zu den

[1] Hofmeister (*71*) nimmt freilich die *Rafflesiaceen* unter die Familien auf, bei denen das Endosperm durch Zellteilung gebildet wird. Es geht aber aus seiner Beschreibung von *Cytinus Hypocistis* (S. 570—572), dem einzigen Typus, den er untersuchte, deutlich hervor, dass er nicht diejenigen Entwicklungsstadien gesehen hat, die nötig wären, um diese Entstehungsweise feststellen zu können.

am meisten ausgeprägten und umgestalteten phanerogamen Parasiten. Schon die jetzt bekannten Tatsachen sind meiner Ansicht nach hinreichend, um zu zeigen, dass die heterotrophe Lebensweise die Entstehung eines von Anfang an zellularen Endosperms bei den Parasiten und Saprophyten, die ein solches besitzen, nicht hat verursachen können.

Betreffs der zweiten Bemerkung von Coulter and Chamberlain dürfte ihre Bedeutung sein, dass das Endosperm bei Pflanzen mit schmalem Embryosack durch sukzessive Zellteilung gebildet wird, eine Ansicht, der mehrere andere Forscher beistimmen. Dass ein solcher Bau des Embryosackes zur Entstehung dieses Typus mitgewirkt haben kann, finde auch ich sehr wahrscheinlich. Aber diese Erklärung kann nicht von solchen Fällen gelten, wo die erste entstehende Wand longitudinal ist. Dieses Verhalten ist freilich selten, ist aber bei einigen Pflanzen völlig sicher wahrgenommen worden (vgl. unten). Gewisse Arten, deren Embryosäcke sehr breit sind, bilden auch ihr Endosperm durch sukzessive Zellteilung, z. B. *Melampyrum silvaticum* (*124*, S. 79 u. 84). Die erste Wand ist hier transversal.

Wie bereits angedeutet wurde, meinen andere Forscher, dass die früheste Entwicklung des Endosperms von einer gewissen systematischen Bedeutung sei. Diese Auffassung hegen z. B. Hofmeister und Hegelmaier, die beide zu den hervorragendsten Forschern auf dem Gebiet der Embryologie der Phanerogamen gehören, und die die grösste Erfahrung aus den verschiedensten systematischen Verwandtschaftskreisen besassen. Ihre Beobachtungen sind freilich nicht stets ganz zutreffend, aber die allermeisten ihrer Angaben sind noch völlig verwendbar und sind von späteren Forschern im Wesentlichen bestätigt worden. Nach Hofmeister (*70*, S. 185) verteilen sich diejenigen Typen, deren Endosperm sich durch sukzessive Zellteilung bildet, auf scharf begrenzte Familiengruppen. Er nimmt 25 derartige Familien auf (nach der von ihm angenommenen Familienbegrenzung). Von diesen muss aber eine späteren Untersuchungen zufolge gestrichen werden, und zwar die *Droseraceen*. Nach Eichinger (*37*, S. 315), der jedoch nicht bemerkt hat, dass Hofmeister die Endospermbildung in anderer Weise beschrieben hat, entsteht nämlich das Endosperm von *Drosera* durch freie Zellbildung im Wandbeleg des Embryosackes, eine Angabe, die ich durch Untersuchung von *D. rotundifolia* bestätigt habe. Aus Hofmeisters Fig. XXIII (*71*, Taf. XXV) geht ziemlich deutlich hervor, dass er die zentrale

Zellreihe des eigentümlich gebauten Nuzellus unrichtig als eine Reihe von Endospermzellen gedeutet hat. Von den übrigen 24 Familien gehören 16 zu den Sympetalen, und zwar 12 *Tubiflorae*- Familien, die *Campanulaceae* und 3 *Bicornes*-Familien. Desgleichen führt er aus, wie dieses Kennzeichen gewisse Familien von einander weit entfernt, während es für die nahe Verwandtschaft anderer spricht. Die angeführten Beispiele sind aber zum Teil nicht glücklich gewählt.

Hegelmaier, der seine Ausführungen auf so wohl die Beobachtungen Hofmeisters und späterer Forscher, wie seine eigenen umfangreichen Untersuchungen stützen konnte, spricht sich vorsichtiger aus, schreibt aber von den beiden Endospermtypen z. B. (*63*, S. 529): »In dem Stattfinden der einen oder anderen Entwickelungsweise finden häufig systematische Verschiedenheiten ihren Ausdruck; nicht blos kleinere sondern auch weitere Formencomplexe, zum Theil ganze Gruppen natürlicher Familien lassen sich darnach von einander scheiden». Ein ander Mal schreibt er (*62*, S. 88): »Selbst Endospermbildung durch Theilung im engsten Sinn kommt bekanntlich mitunter bei Verwandtschaftskreisen vor, an deren naher Beziehung zu solchen, bei welchen Zellenbildung nach vorheriger freier Vermehrung der Kerne stattfindet, nicht wohl Jemand zweifeln wird. Wenn aus Fällen dieser Art von einzelnen Seiten umgekehrt Schlüsse gegen das Bestehen dieser Verwandtschaften gezogen worden sind, so liegt hierin eine Ueberschätzung eines sicherlich stets zu berücksichtigenden, aber doch nicht oberste Gültigkeit beanspruchenden systematischen Behelfs». Ich führe diese Sätze an, weil sie meiner eigenen Auffassung sehr nahe kommen.

Durch meine eigenen Untersuchungen und namentlich durch das Studium der einschlägigen Litteratur bin ich zu der Auffassung gelangt, dass besonders diejenigen Forscher, die der Entwicklungsgeschichte des Endosperms fast jede Bedeutung für die Systematik absprechen wollen, sich entweder keine hinreichende Kenntnis der betreffenden Frage verschafft oder wenigstens sich in sie nicht genügend hineingedacht haben. Die eigentlichen Systematiker scheinen in der Regel kaum die Verschiedenheiten betreffs der Endospermbildung zu kennen, die die Morphologen schon längst nachgewiesen haben.

Dass die Ansichten in so hohem Grade aus einander gehen, hängt aber gewiss zum grössten Teil damit zusammen, dass es seit Hofmeisters Zeit keine Zusammenstellung über die Verteilung der Endospermtypen gibt. Für eine richtige Beurteilung, ob sie tatsäch-

lich systematische Merkmale höherer Ordnung enthalten, ist natürlich eine derartige Übersicht sehr erwünscht. Ich habe soeben eine Liste aller mir bekannten Vertreter eines Typus geliefert. Ich will jetzt auch ein Verzeichnis aller mir bekannten Pflanzen, deren Endosperm sich durch sukzessive Zellteilung bildet, mitteilen.[1]

[1] Um eine zuverlässige Auffassung von dem Umfang der einschlägigen Untersuchungen zu geben, finde ich es angemessen, nicht nur die Gattungen, sondern auch die betreffenden Arten aufzuzählen. — Dass einige Angaben in der Litteratur meiner Aufmerksamkeit entgangen sind, finde ich nicht unwahrscheinlich. Zu den Schwierigkeiten, alle Arbeiten kennen zu lernen, die Angaben hierüber enthalten könnten, kommt der Umstand, dass nicht alle Arbeiten, die ich einzusehen wünschte, mir zugänglich gewesen sind. Ausserdem sind gewisse Beschreibungen so unbestimmt, dass man sie nicht verwenden kann. Besonders vorsichtig muss man beim Aufnehmen der Angaben gewisser älterer Forscher vorgehen. In nicht wenigen Fällen ist es ohnedies offenbar, in anderen wahrscheinlich, dass die Verfasser ihre Beobachtungen unrichtig gedeutet haben. Alle Widersprüche u. s. w., die daraus entstanden sind, anzuführen, würde zu weit führen. Wollte man nur solche Fälle aufnehmen, wo sicher festgestellt ist, sowohl dass die Teilung des primären Endospermkerns von einer Zellteilung unmittelbar begleitet wird, wie dass bei keiner späteren Gelegenheit freie Zellbildung stattfindet, wären nur wenige anzuführen. Zahlreiche Forscher haben ihre Schlüsse gezogen, ohne alle Stadien gesehen zu haben, die für ganz sichere Schlüsse nötig wären. Wenn man beanspruchte, dass alle früheren Endospermstadien beobachtet und beschrieben vorliegen sollten, müsste man z. B. die meisten Angaben Hofmeisters verwerfen. Sie sind jedoch meistens in dieser Hinsicht zutreffend. Andere Forscher haben diese Frage mehr oder weniger vernachlässigt. Ihre Beschreibungen lassen daher viel zu wünschen übrig, wenn sie auch nicht direkt fehlerhaft sind. Oft haben sie auch in ihren Figuren ihre Beobachtungen nicht richtig wiedergegeben. Ich brauche, um einige Beispiele zu geben, nur Balicka-Iwanowska, Billings und Peltrisot zu nennen, die grossenteils oder ausschliesslich Pflanzen untersucht haben, die wahrscheinlich zum betreffenden Typus gehören. Aber auch aus ihren Untersuchungen kann man Einzelnes herausbekommen, das man aufnehmen kann. Natürlich darf man dies nicht tun, wenn ausdrücklich angegeben wird, dass freie Zellbildung stattfindet, wenn auch die mitgeteilten Figuren dies unwahrscheinlich machen. Wir nehmen somit 1) solche Fälle auf, von denen die Verfasser angeben, dass das Endosperm von Anfang an zellular ist, und wo keine Gründe vorliegen, diese Angaben zu bezweifeln, und 2) solche Fälle, wo uns die mitgeteilten Figuren aus verschiedenen Gründen hinlänglich eindeutig erscheinen. Ausserdem fügen wir einige Pflanzen, die wir selbst untersucht haben, hinzu. Ein paar Angaben verdanke ich zwei Freunden.

Dass ich bei dieser Übersicht nicht dem Engler'schen, sondern dem Wettstein'schen System (*155*) folge, kommt vor allem daher, dass die Reihen v. Wettsteins oft kleiner sind, wodurch die angenommenen Verwandtschaftsverhältnisse zu klarerem Ausdruck gelangen. v. Wettstein hat auch in höherem Grade die Untersuchungen der letzten Jahre berücksichtigt. Schon an dieser Stelle wollen wir bemerken, dass v. Wettstein in Hinsicht auf einige der betreffenden Familien betont, dass er ihre Stellung als mehr oder weniger unsicher betrachtet.

I. Dicotyledones.

1. *Choripetalae.*

Santalales.

Santalaceae: Osyris alba (*54*, S. 193 u. 194); *Santalum album* (*54* S. 194); *Thesium alpinum* (*71*, S. 564, Taf. X, Fig. II u. III) u. *divaricatum* (*54*, S. 187, Pl. 13, Fig. 19—21).

Myzodendraceae: Myzodendron punctulatum (nach Mitteilung von Dr. C. Skottsberg).

Loranthaceae: Loranthus europaeus (*70*, S. 117; *71*, S. 542); *Viscum album* (*121*, S. 450; *70*, S. 114; *71*, S. 559).

Balanophoraceae: Balanophora elongata (*146*, S. 15), *fungosa* (*71*, S. 589, Taf. XV, Fig. IX), *globosa* (*95*, S. 182) u. *polyandra* (*70*, S. 111, Taf. X, Fig. 7; *71*, S. 589 u. Taf. XV); *Sarcophyte sanguinea* (*71*, S. 582).

Cynomoriaceae: Cynomorium coccineum (*70*, S. 110; *71*, S. 574; *114*, S. 10).

Piperales.

Piperaceae: Heckeria umbellata (*76*, S. 328; *77*, S. 29); *Peperomia hispidula* (*78*, S. 20), *pellucida* (*74*, S. 5; *19*, S. 109) u. *Sintensii* (*13*, S. 450).

Saururaceae: Anemiopsis sp. (*77*, S. 30); *Houttuynia* (*77*, S. 30) *cordata* (*129*, S. 143); *Saururus cernuus* (*75*, S. 367).

Chloranthaceae: Hedyosmum nutans (*77*, S. 30).

Tricoccae.

Buxaceae: Buxus sempervirens (Verf., vgl. unten).

Polycarpicae.

Anonaceae: Anona Cherimolia (*105*, S. 13); *Asimina triloba* (*66*, S. 212); *Uvaria Lowii* (*159*, S. 179).

Aristolochiaceae: Aristolochia Clematitis (*71*, S. 567); *Asarum canadense* (*71*, z. B. Taf. X, Fig. XII) u. *europaeum* (*70*, S. 108; *63*, S. 570).

Nymphaeaceae: Nelumbo lutea (*162*, S. 169); *Nuphar advena* (*25*, S. 212; *26*, S. 378) u. *luteum* (*70*, S. 84, vgl. jedoch *71*, S. 537; *63*, S. 572); *Nymphaea alba* (*63*, S. 573), *ampla* (*26*, S. 378), *odorata* (*25*, S. 212), *pubescens* (*26*, S. 382, Pl. XVIII, Fig. 23) u. *zanzibariensis* (*25*, Pl. 12, Fig. 16).

Ceratophyllaceae: Ceratophyllum demersum (*70*, S. 85—86, vgl. jedoch *71*, S. 537; *86*, S. 13, Pl. 2, Fig. 27—29) u. *submersum* (*141*, S. 504).

Sarraceniaceae: Sarracenia purpurea (*130*, S. 116).

Parietales.

Loasaceae: Bartonia aurea (*67*, S. 40; *70*, S. 145; *71*, S. 644); *Blumenbachia Hieronymi* (Verf.); *Cajophora lateritia* (*70*, S. 145); *Loasa tricolor* (*70*, S. 145; *71*, S. 642; *134*, S. 352).

Celastrales.

Empetraceae: Empetrum nigrum (Verf., vgl. unten).

Myrtales.

Gunneraceae: Gunnera chilensis (*100*, S. 552 u. 555) u. *macrophylla* (*41*, S. 426; *119*, S. 75).

Hippuridaceae: Hippuris vulgaris (*71*, S. 603; *84*, S. 19).

Callitrichaceae: Callitriche (*38*, II, S. 400) *verna* (Verf.).

2. *Sympetalae.*

Bicornes (vgl. oben).

Clethraceae: Clethra arborea.

Pyrolaceae: Monotropa Hypopitys u. *uniflora; Pyrola chlorantha, minor, rotundifolia* u. *uniflora; Sarcodes sanguinea.*

Ericaceae: Andromeda polifolia; Cassiope tetragona; Epigaea repens; Ledum palustre; Phyllodoce coerulea; Vaccinium microcarpum, Myrtillus, uliginosum u. *vitis idaea.*

Epacridaceae: Epacris impressa.

Diapensiaceae: Diapensia lapponica (Verf., vgl. unten).

Tubiflorae.

Hydrophyllaceae: Nemophila insignis (*70*, S. 138; *71*, S. 633); *Phacelia congesta* (*?10*, S. 286 u. 315).

Borraginaceae: Heliotropium europaeum (*117*, Taf. VI, Fig. 29, VII, Fig. 35, vgl. S. 78; *63*, S. 565; *55*, S. 211, Fig. 96); *Tiaridium indicum* (*117*, S. 79); *Tournefortia heliotropioides* (*?55*, S. 211).

Nolanaceae: Nolana prostrata (Verf.).

Solanaceae: Atropa Belladonna (*63*, S. 568); *Datura laevis* (*56*, S. 22); *Nicotiana Tabacum* (*56*, S. 16); *Physochlaena orientalis* (Verf.); *Scopolia carniolica* (Verf.); *Solanum nigrum* (Verf.).

Scrophulariaceae: Alectorolophus hirsutus (*70*, S. 129; *71*, S. 616; *124*, S. 48—49) u. *minor* (*70*, S. 129; *71*, S. 616; *124*, S. 54); *Antirrhinum majus* (*124*, S. 21); *Digitalis* (*67*, S. 36) *ambigua* (*124*, S. 41) u. *purpurea* (*124*, S. 39); *Euphrasia Odontitis* (*124*, S. 45), *officinalis* (*147*, Pl. 4, Fig. 36—37, vgl. S. 63) u. *Rostkoviana* (*124*, S. 43; *161*, S. 521); *Hebenstreitia dentata* (*70*, S. 140; *71*, S. 631); *Lathraea Squamaria* (*68*, S. 452; *70*, S. 134; *71*, S. 607; *121*, S. 450; *8*, S. 130; *124*, S. 93—94); *Limosella aquatica* (Verf.); *Linaria alpina* (*124*, S. 18) u. *vulgaris* (*124*, S. 16); *Mazus rugosus* (*70*, S. 132; *71*, S. 615); *Melampyrum nemorosum* (*70*, S. 132; *71*, S. 617), *pratense* (*124*, S. 87) u. *silvaticum* (*124*, S. 84—85); *Pedicularis caespitosa* (*124*, S. 73), *foliosa* (*124*, S. 79), *palustris* (*124*, S. 60), *recutita* (*124*, S. 73), *silvatica* (*120*, S. 147; *121*, S. 450 u. 452; *69*, S. 259; *70*, S. 127; *71*, S. 613; *134*, S. 352), *tuberosa* (*124*, S. 76) u. *verticillata* (*124*, S. 69); *Scrophularia nodosa* (*124*, S. 24) u. *vernalis* (*134*, S. 352); *Tozzia alpina* (*124*, S. 88); *Verbascum montanum* (*124*, S. 6) u. *nigrum* (*124*, S. 12); *Veronica agrestis* (*99*, S. 305), *Buxbaumi* (*70*, S. 130; *71*, S. 619; *134*, S. 351), *Chamaedrys* (*124*, S. 26), *hederifolia* (*70*, S. 131; *71*, S. 620; *16*, III, S. 105; *17*, S. 503; *99*, S. 305; *124*, S. 32) u. *triphyllos* (*70*, S. 131; *71*, S. 620).

Lentibulariaceae: Pinguicula vulgaris (nach Mitteilung von Dr. Th. G. Halle); *Utricularia minor* (Verf.).

Orobanchaceae: Christisonia sp. (*160*, S. 581); *Orobanche sp.* (*8*, S. 184) u. *Hederae* (*87*, S. 344; *88*, S. 227; vgl. jedoch *90*, S. 177); *Phelipaea coerulea* (*8*, S. 186).

Gesneriaceae: Klugia Notoniana (*6*, Taf. VII—VIII, Fig. 39); *Rhytidophyllum crenulatum* (*27*, S. 180).

Bignoniaceae: Catalpa syringaefolia (*70*, S. 136; *71*, S. 632); *Eccremocarpus scaber* (Verf.).

Martyniaceae: Martynia diandra (*67*, S. 36 u. 41); *Proboscidea lutea* (Verf.).

Acanthaceae: Acanthus spinosus (*70*, S. 137).

Verbenaceae: Verbena officinalis (*70*, S. 140).

Labiatae: (*55*, S. 243); *Hyssopus officinalis* (*55*, S. 243); *Lamium album* (*134*, S. 350) u. *purpureum* (*70*, S. 139; *71*, S. 627, Taf. XXIV, Fig. VIII); *Physostegia virginica* (*126*, S. 220); *Prostanthera violacea* (*70*, S. 138; *71*, S. 628); *Salvia lanceolata* (*12*, S. 76) u. *pratensis* (*153*, S. 284, Pl. 15, Fig. 7 u. 11). — ?*Tetrachondra patagonica* (*130 a*, S. 21).

Globulariaceae: Globularia cordifolia (*10*, S. 291) u. *vulgaris* (*70*, S. 140; *71*, S. 632).

Plantaginaceae: Plantago lanceolata (*70*, S. 136; *71*, S. 623; *16*, IV, S. 12, Tav. 1, Fig. 2 u. 6).

Rubiales.

Caprifoliaceae: Sambucus nigra (*151*, S. 254; *36*, Taf. III, Fig. 5) u. *racemosa* (*91*, S. 75); *Adoxa Moschatellina* (*91*, S. 61).

Synandrae.

Campanulaceae: Campanula Medium (*71*, Taf. XXVI, Fig. VI u. VIII) u. *patula* (Verf.); *Musschia Wollastonii* (Verf.); *Specularia Speculum* (*63*, S. 565 u. 567).

Lobeliaceae: Lobelia Cliffordiana (*10*, S. 307) u. *excelsa* (*10*, Fig. 78 u. 79).

II. Monocotyledones.

Spadiciflorae.

Araceae: Aglaonema commutatum (*20*, II, S. 675; vgl. jedoch in Scott. Bot. Rev., I: 2, 1912) u. *versicolor* (*47*, S. 40); *Anthurium violaceum v. leucocarpum* (*20*, III, S. 333); *Nephthytis liberica* (?*20*, III, S. 343); *Spathicarpa sagittifolia* (*20*, II, S. 680).

Es geht aus dieser Liste hervor, dass das Vorkommen dieses Endospermtypus in 43 Familien festgestellt ist. Von diesen sind alle ausser einer *(Araceae)* mit 5 Arten dikotyl. 19 Familien mit 48 Arten werden zu den Choripetalen gerechnet, 23 mit 98 Arten zu den Sympetalen. Schon diese Tatsachen scheinen den Schluss zu berechtigen, dass dieser Typus für diese charakteristischer als für jene sei. Völlig klar tritt dieses Verhältnis zu Tage, wenn man in Betracht zieht, dass die 23 sympetalen Familien 41,8 %, während die 19 choripetalen Familien nur (etwa) 10 % von allen Familien der betreffenden Gruppen ausmachen. Aus dieser Verteilung dürfte es auch berechtigt sein, den Schluss zu ziehen, dass der betreffende Endospermtypus (wenigstens bei den meisten Pflanzen) phylogenetisch jünger als der andere Haupttypus ist. Diese Frage ist oft erörtert worden, ohne dass man darüber einig geworden ist. Die allermeisten betreffenden choripetalen Familien müssen desgleichen als mehr oder weniger stark abgeleitete Typen

betrachtet werden. Schon eine oberflächliche Betrachtung der obigen Liste zeigt unzweideutig, dass derjenige Endospermtypus, der durch sukzessive Zellteilung charakterisiert ist, in verschiedenen Entwicklungsreihen und bei verschiedenen Gelegenheiten aus dem anderen Haupttypus entstanden ist.

Wenn man versuchen wollte, die obige Liste für einige Schlüsse von systematischem Interesse zu verwenden, könnte freilich eingewendet werden, dass die Untersuchungen noch nicht hinreichend umfassend sind, um sichere Schlüsse zu ermöglichen. Gegen dies kann ich anführen, dass Endospermbildung durch Zellteilung bei etwa 150 Arten und der andere Haupttypus bei einer viel grösseren Zahl von Pflanzen festgestellt ist. Aber als noch schwerwiegender betrachte ich den Umstand, dass die untersuchten Fälle so entschieden nach einer bestimmten Richtung hindeuten. Es ist nämlich deutlich, dass Endospermbildung durch Zellteilung auf gewisse Verwandtschaftskreise beschränkt ist. Sie ist in erster Linie für die *Santalales*, einen gewissen Teil der *Polycarpicae* (im Sinne v. Wettsteins), die *Bicornes* und *Tubiflorae* charakteristisch. Betreffs der übrigen hierhergehörigen Choripetalen-Familien ist es ein eigentümliches, aber bedeutungsvolles Zusammentreffen, dass die systematische Stellung der allermeisten streitig ist. Einige, besonders die *Loasaceen*, *Empetraceen*, *Hippuridaceen* und *Callitrichaceen*, weisen in mehreren Hinsichten Anklänge an sympetale Reihen auf. Es ist auch eine wichtige Tatsache, dass dieser Typus in den einheitlicheren dialypetalen Reihen zu fehlen scheint.

Wir müssen aber jetzt fragen, ob dieser Endospermtypus der einzige in den betreffenden Familien vorhandene ist. Dies ist nicht der Fall. Es kommen Ausnahmen vor, deren Verteilung sehr interessant ist. Wir wollen da zuerst nur nebenbei erwähnen, dass gewisse *Araceen* ihr Endosperm durch freie Zellbildung bilden. Diejenigen Forscher, die Vertreter dieser Familie untersucht haben, liefern zum Teil ungewisse, zum Teil einander widersprechende Angaben; es ist jedoch deutlich, dass von den untersuchten Arten wenigstens *Acorus gramineus* (*102*, S. 15), *Arisaema triphyllum* (*46*, S. 42), *Dieffenbachia Daraquiniana* (*47*, S. 39) und *Nephthytis Gravenreuthii* (*47*, S. 36) zum letzten Typus gehören. Eine zweite Ausnahme ist eigentlich schon erwähnt. *Brasenia* und *Cabomba* weichen nämlich von den übrigen *Nymphaeaceen* ab. Auch bei jenen wird jedoch die erste Kernteilung von einer Zellteilung begleitet.

Von zahlreichen Pflanzen, die zu den oben besprochenen Fa-

milien gehören, wird freilich behauptet, dass das Endosperm sich durch freie Zellbildung bildet. Dass dies nicht von den betreffenden *Bicornes*-Typen gilt, habe ich oben zu zeigen versucht. Auch die allermeisten der übrigen Angaben muss ich aus verschiedenen Gründen als sehr wahrscheinlich unrichtig betrachten. Hier alle Gründe dieser meiner Ansicht heranzuziehen, wäre allzu weitläufig. Zum Teil sind die betreffenden Angaben schon von anderen Forschern berichtigt worden. Wenn von einem völlig abnormen Fall, den Schmid (*124*, S. 79) in einer einzigen Samenanlage von *Pedicularis foliosa* (*Scrophulariaceae*) wahrnahm, abgesehen wird, kann ich nicht finden, dass unter den Dikotyledonen ein Zusammentreffen der beiden häufigeren Endospermtypen in anderen Familien als den *Piperaceen*, *Borraginaceen*, *Solanaceen* und *Caprifoliaceen* bekannt ist. Das Endosperm entsteht durch freie Zellbildung unter den *Piperaceen* bei *Piper medium* und *Betel v. monoicum* (*76*, S. 324; *79*, S. 726), unter den *Caprifoliaceen* bei *Lonicera Ledebouri* (*151*, S. 254), *L. Caprifolium*, *Viburnum Lantana*, *V. Opulus* und *Symphoricarpus racemosus* (*63*, S. 532, 535 u. 537), die letzten Angaben vielleicht etwas unsicher. Die meisten *Borraginaceen*, und zwar alle untersuchten *Borraginoideen* (vgl. *70*, S. 119 u. 120; *117*, S. 76; *139*, S. 203; *134*, S. 360; *63*, S. 554, 561 u. 563; *151*, S. 254; *55*, S. 207 u. 211, gehören zu demselben Typus. Von den *Solanaceen* gibt freilich Hofmeister (*69*, S. 260; *70*, S. 126) an, dass alle, u. a. *Salpiglossis*, hierher gehören, aber betreffs aller später untersuchten Arten hat diese Angabe sich als unrichtig erwiesen. Nur die *Salpiglossidee Schizanthus pinnatus*, die ich selbst untersucht habe, bildet eine Ausnahme. Bei dieser Art entstehen nämlich zuerst zahlreiche freie Kerne im Wandbeleg des Embryosackes.

Das Vorkommen von beiden Endospermtypen namentlich bei den *Borraginaceen* und *Solanaceen*, wo sie sich auf verschiedene Unterfamilien oder Tribus verteilen, betrachte ich als sehr interessant. Die erwähnten Fälle sind nämlich zusammen mit den von Billings (*10*) untersuchten *Polemoniaceen* die einzigen bekannten Beispiele von Endospermbildung durch freie Zellbildung in der *Tubiflorae*-Reihe (im Sinne v. Wettsteins). Dieser Typus scheint auf diejenigen Gruppen beschränkt zu sein, die aus anderen Gründen als verhältnismässig ursprünglich betrachtet werden. Mit der Spezialisierung in der Reihe parallel ist das Endosperm zum anderen Typus übergegangen, der seither allem Anschein nach von sämmtlichen jüngeren Gruppen und Arten festgehalten worden ist. Des-

gleichen scheint mir das Verhalten der *Borraginaceen* und *Solanaceen* in dieser Hinsicht aus einem anderen Gesichtspunkte von einer gewissen Bedeutung zu sein. Beide Familien werden wenigstens von einigen Systematikern als eine Zusammenfassung ähnlicher Entwicklungsstufen mehrerer Entwicklungsreihen aufgefasst. Die Entwicklungsgeschichte des Endosperms ist geeignet, diese Auffassung zu stützen, und wird vielleicht in Zukunft zur Klarstellung dieser Reihen beitragen können. Auch *Sambucus* und *Adoxa* (wenn diese wirklich hierher gehört) nehmen unter den *Caprifoliaceen* eine Sonderstellung ein.

Auf Grund der oben erörterten Erscheinungen wollen wir als unsre bestimmte Auffassung aussprechen, dass der Endospermtypus einen systematischen Faktor bedeutet, den man nicht unterschätzen darf. Ich glaube, dass seine Bedeutung etwa ebenso gross ist wie z. B. die Sympetalie oder Choripetalie der Blüten, die Zahl der Integumente, der Bau des Nuzellus der Samenanlagen, Faktoren, deren Bedeutung niemand leugnet, obgleich sie in gewissen Verwandtschaftskreisen auch bei zweifellos nahe verwandten Typen erheblich wechseln. Die grossen Schwierigkeiten verschiedener Art, mit denen ein Feststellen des Endospermtypus oft verbunden ist, dürfen indessen nicht seine Bedeutung beeinträchtigen. Wenn man findet, dass das Endosperm einer Pflanze in einer Weise ausgebildet wird, die man ihrer Einordnung zufolge nicht erwarten sollte, so hat man, glaube ich, gute Gründe zu untersuchen, ob ihre Stellung wirklich völlig sicher ist. Dass man hierbei die Gesamtmorphologie der Pflanze berücksichtigen muss, und nicht ein einziges Merkmal einseitig betonen darf, brauche ich kaum hinzuzufügen.

Wenn man nicht nur auf diesen einzigen Punkt, den wir bisher betrachtet haben, sondern auch auf die spätere Entwicklung des Endosperms achtgibt, glaube ich, dass man einräumen muss, dass sie Züge enthält, die noch wichtigere Fingerzeige für die Systematik geben können. Hier müssen wir uns auf solche Typen beschränken, die ihr Endosperm durch sukzessive Zellteilung bilden, und halten dabei an der morphologischen Seite streng fest. Den in Rede stehenden Bildungen kann nämlich eine systematische Bedeutung nur unter der Bedingung, dass sie homolog sind, zugesprochen werden.

Es ist freilich sehr zu bedauern, dass die Untersuchungen über zahlreiche der oben aufgenommenen Pflanzen so unvollständig sind, dass es nicht möglich ist, von allen erforderlichen Einzelheiten betreffs der Entwicklungsgeschichte des Endosperms eine sichere Auffass-

ung zu bekommen. Die einigermassen hinreichend bekannten Fälle lassen sich z. B. in der nachstehenden Weise gruppieren. Von den *Araceen* sehen wir aus verschiedenen Gründen gänzlich ab.[1]

I. Erste Wand longitudinal.

Peperomia; Adoxa; Physostegia.

II. Erste Wand transversal.

A. Die beiden zuerst gebildeten Zellen teilen sich weiter, in im grossen Ganzen übereinstimmender Weise.

a. Die Gesetzmässigkeit betreffs der Orientierung der Wände scheint schon jetzt geschwunden zu sein.

Gunnera; Diapensia; Atropa, Nicotiana, Scopolia, Solanum.

b. In jeder Zelle findet eine Querteilung statt. Wenigstens vier in einer Reihe liegende Zellen bilden sich aus.

1. Nachdem sich vier Zellen gebildet haben, entstehen auch longitudinale oder schräge Wände.

Buxus; Empetrum; Clethra; Monotropa, Pyrola, Sarcodes; Andromeda, Cassiope, Epigaea, Ledum, Phyllodoce, Vaccinium; Epacris; Datura; Christisonia, Orobanche Hederae; Sambucus.

2. Mehr als vier, gewöhnlich etwa acht hinter einander liegende Zellen bilden sich vor der Entstehung von Längswänden aus.

Anona, Asimina, Uvaria; Aristolochia, Asarum; Sarracenia; Campanula, Musschia, Specularia.

c. Nach der Entstehung der ersten Querwand bilden sich in jeder Zelle zwei gegen einander rechtwinkelige Wände. Selten kann vorher noch eine Querwand entstehen.

Hippuris; Callitriche; Digitalis, Scrophularia, Verbascum; Pinguicula.

B. Bereits nach der Entstehung der ersten Wand tritt eine Arbeitsteilung zwischen den Zellen ein. In der Regel teilt sich nur die eine weiter. Die andere, die fast stets ungeteilt bleibt, fungiert meistens als Haustorium.

a. Durch die Entstehung noch einer Querwand bildet sich eine zentrale Zelle, aus der allein das eigentliche Endosperm entsteht. In einzelnen Fällen teilt sich die oberste Zelle einmal der Länge nach. Die beiden terminalen Zellen entwickeln sich zu Haustorien.

[1] Ich verzichte hier ganz auf Litteraturangaben. Solche finden sich schon in der obigen Liste über das Vorkommen des betreffenden Endospermtypus in genügender Menge.

Alectorolophus, Euphrasia, Lathraea, Mazus, Melampyrum, Pedicularis, Tozzia, Veronica; Klugia; Utricularia.

b. Die obere Zelle bildet das eigentliche Endosperm, die untere fungiert meistens als Haustorium.

Osyris, Santalum, Thesium; Myzodendron; Viscum; Balanophora; Anemiopsis, Houttuynia, Saururus; Nuphar, Nymphaea; Ceratophyllum; Antirrhinum, Limosella, Linaria; Orobanche sp. (nach Bernard), *Phelipaea; Plantago.*

c. Die untere Zelle bildet das Endosperm, die obere fungiert in der Regel als Haustorium.

Loranthus; Loasa; Hebenstreitia; Catalpa; Acanthus; Verbena.

Anm. Diesem Typus schliesst sich *Lamium* am nächsten an. Hier teilt sich jedoch die obere grosse Zelle noch einmal der Quere nach. Es entstehen somit zwei kleine basale Zellen, welche allein das eigentliche Endosperm bilden.

So unbedeutend dieses Material auch sein mag, zeigt es doch deutlich, dass auch in Hinsicht auf die Erscheinungen, die ich mit der obigen Übersicht habe illustrieren wollen, eine gewisse Gesetzmässigkeit herrscht. Nahe verwandte Typen, Gattungen oder Familien, stimmen in der Regel im Wesentlichen überein, z. B. die Vertreter der *Santalaceen*, *Saururaceen*, *Nymphaeaceen*, der typischen *Bicornes*-Familien, der *Anonaceen*, *Aristolochiaceen*, *Campanulaceen*. Ich kann nicht unterlassen, in diesem Zusammenhang auf die Übereinstimmung auch in diesem Punkte zwischen den *Anonaceen* und den *Aristolochiaceen* hinzuweisen. In den letzten Jahren haben ja bekanntlich einige Systematiker eine nahe Verwandtschaft zwischen diesen Familien annehmen wollen. Dagegen kommen grosse Unterschiede besonders unter den *Scrophulariaceen* vor. Wie aber Schmid (*124*) nachgewiesen hat, kann man auch bei diesen eine bestimmte Gesetzmässigkeit beobachten. Für die *Scrophulariaceen* ist das Vorkommen von Endospermhaustorien sehr charakteristisch. Man kann eine lückenlose Serie von den sehr primitiven, z. B. den bei *Verbascum* vorkommenden, Haustorien, wo terminale Zellen als schwache Haustorien differenziert werden, zu den schon durch die Orientierung der ersten Wände prädestinierten Haustorien der meisten *Rhinanthoideen* aufstellen.

Wir sind jetzt an die Frage nach dem Vorkommen und der systematischen Bedeutung der Endospermhaustorien gelangt. Wir haben es hier mit Bildungen zu tun, deren Funktion offenbar diejenige ist,

die Nährstoffe, welche in den ausserhalb des Embryosackes liegenden Teilen der Samenanlagen oder bisweilen sogar in der Plazenta vorhanden sind, in den Embryosack schnell hineinzubringen. Eine derartige Funktion kann bekanntlich den verschiedensten morphologischen Bildungen, z. B. Teilen oder Auswüchsen des Embryoträgers, Synergiden, Antipoden oder Endospermzellen zukommen. Bildungen, die mehr oder weniger richtig als Endospermhaustorien bezeichnet werden können, kommen sowohl bei Pflanzen, die das Endosperm durch freie Zellbildung bilden, wie bei solchen, wo es durch sukzessive Zellteilung entsteht, vor. Da, wie bereits oben hervorgehoben wurde, nur homologe Bildungen für die Systematik von Bedeutung sind, können wir unsere Ausführungen auf die Haustorien solcher Pflanzen beschränken, deren Endosperm durch sukzessive Zellteilung gebildet wird.

Dass derartige Haustorien in der betreffenden Kategorie von Pflanzen sehr verbreitet sind, geht schon aus der oben gelieferten Übersicht hervor. In der B-Klasse ist ja ihre Entstehung beinahe als prädestiniert aufzufassen. Es gibt nur wenige hierhergehörige Pflanzen, bei denen Haustorien sich kaum ausbilden, z. B. *Viscum*, *Orobanche*, *Phelipaea*. Unter den übrigen finden sich alle Übergänge von Typen, wo die Haustoriumzelle sich auf Kosten des umliegenden Gewebes kaum vergrössert, aber doch als ein Haustorium funktioniert, z. B. bei gewissen *Nymphaeaceen*, bis zu solchen Typen, wo sie sehr kräftig entwickelt werden und in extremen Fällen (*Santalaceen*, *Myzodendron*, *Utricularia*) in die Plazenta mehr oder weniger weit hineinwachsen.

Aber auch in der A-Klasse kommen Haustorien von gewissermassen primitiverer Art vor, obgleich sie auch bei einigen der betreffenden Typen einen sehr kräftigen Entwicklungsgrad erreichen können. Auch hier kann man Serien aufstellen, wobei es jedoch in jedem Falle nötig ist, zu untersuchen, ob schwach entwickelte Haustorien als phylogenetisch primitiv oder als reduziert aufzufassen sind. Bei den betreffenden Pflanzen entwickeln sich erst auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe des Endosperms eine oder einige Endospermzellen in den beiden Polen zu Haustorien. Mitunter muss man zögern, ob man gegebenen Falls eine Pflanze hierher rechnen soll. Dies gilt besonders, wenn die terminalen Zellen sich kaum vergrössern, aber doch sehr inhaltreich sind, offenbar eine haustoriale Funktion ausüben, und sich nicht an der Bildung des definitiven Endosperms beteiligen. Wir können als Beispiele die folgenden

nennen: *Callitriche* und *Hippuris*, die man als in dieser Hinsicht phylogenetisch primitive Typen betrachten kann, und die *Pyrolaceen* und *Orobanchaceen*, die wohl Reduktionstypen darstellen. Schon etwas kräftiger entwickelt sind die Haustorien von *Scrophularia* und *Verbascum* und in noch höherem Grade das mikropylare von *Digitalis*. Die kräftigsten Haustorien dieser Serie kommen bei den *Empetraceen*, *Clethraceen*, *Epacridaceen*, *Ericaceen* und *Campanulaceen* vor. Bei diesen schwinden die Zellbegrenzungen später. Diese Beispiele könnten vervielfältigt werden, besonders durch das Anführen wahrscheinlich hierhergehöriger Typen. Die meisten sind aber allzu ungenügend untersucht, als dass man sie mit hinreichender Sicherheit in die verschiedenen Klassen einordnen könnte.

Es wäre gewiss sehr interessant, eine möglichst vollständige Übersicht über das Vorkommen derartiger Endospermhaustorien zu bekommen. Zu entscheiden, was man aufnehmen soll, fällt aber sehr schwer. Es gehören gewiss hierher z. B. zahlreiche derjenigen Bildungen, die die älteren Embryologen als »Aussackungen» des Embryosackes beschrieben und abgebildet haben, während es in anderen Fällen deutlich ist, dass sie nur analoge Bildungen bedeuten. Übrigens liefern z. B. Bernard (*8*), Peltrisot (*112*) und Schmid (*124*) ziemlich vollständige Übersichten über ihre Verbreitung. Ich muss mich daher auf einige kurze Andeutungen beschränken.

Bei Vertretern der meisten Familien, wo das Endosperm durch sukzessive Zellteilung entstehen kann, können Endospermteile mit grösserem oder kleinerem Recht als Haustorien bezeichnet werden. In einigen Familien (*Hippuridaceae*, *Callitrichaceae*, *Pyrolaceae*, *Orobanchaceae*) sind sie sehr schwach entwickelt. Ausserdem kommen sie bei *Santalaceen*, *Myzodendraceen*, *Balanophoraceen*, *Saururaceen*, *Nymphaeaceen*, *Loasaceen*, *Empetraceen*, *Clethraceen*, *Ericaceen*, *Epacridaceen*, *Scrophulariaceen*, *Lentibulariaceen*, *Gesneriaceen*, *Bignoniaceen*, *Martyniaceen*, *Acanthaceen*, *Verbenaceen*, *Labiaten*, *Globulariaceen*, *Plantaginaceen*, *Campanulaceen* und *Lobeliaceen* vor. Sie gehören demnach, in ihrem weitesten Sinne genommen, zu 9 »choripetalen» Familien, wobei die systematische Stellung von 5 unsicher ist, und 17 »sympetalen». In diesen 26 Familien scheint ihr Vorkommen normal zu sein, wenn auch, wie bereits erwähnt wurde, Schwankungen in Einzelheiten bisweilen angetroffen werden. Ihr Vorkommen kann gewissermassen als ein Sympetalen-Merkmal aufgefasst werden. Noch deutlicher tritt dies hervor, wenn wir bemerken, dass Endospermhaustorien auch bei *Pedaliaceen* (*6*, S. 60), *Myoporaceen*

(*10*, S. 288), *Goodeniaceen* (*10*, S. 309) und *Stylidiaceen* (*14*, S. 352) beobachtet worden sind. Diese vier Familien stimmen hinsichtlich der Ausbildung der Haustorien und des ganzen Aussehens des Endosperms mit Vertretern der verwandten Familien unter bezw. den *Tubiflorae* und den *Synandrae* in so hohem Grade überein, dass ich es wahrscheinlich finde, dass das Endosperm auch in jenen Familien sich durch sukzessive Zellteilung bildet, obgleich dies nicht aus den bisherigen Untersuchungen hervorgeht und die mitgeteilten Figuren sogar das Gegenteil andeuten können.

Es ist somit völlig deutlich, dass Endospermhaustorien von der in Betracht kommenden Art auf gewisse systematische Gruppen beschränkt sind. Es kann indessen nicht angezweifelt werden, dass sie in verschiedenen Reihen selbständig entstanden sind. Manchmal ist für die verschiedenen Verwandtschaftskreise ein bestimmter Haustoriumtypus charakteristisch, während er bisher in keiner anderen Gruppe beobachtet worden ist. Seine systematische Bedeutung kann demnach gar nicht geleugnet werden. Zum Teil haben auch einige Forscher das Vorhandensein der Haustorien für systematische Schlüsse verwendet. So hat z. B. Bernard (*8*, S. 125) hervorgehoben, wie die Ausbildung der Haustorien von *Lathraea* darauf hindeutet, dass diese Gattung zu den *Scrophulariaceen*, und nicht zu den *Orobanchaceen*, gehört. Lang (*92*) verwendete, wie bereits oben erwähnt wurde, u. a. das Vorkommen von Haustorien in den Samenanlagen von *Byblis*, um diese Gattung unter die *Lentibulariaceen* zu versetzen. Nach Schmid (*124*, S. 119—120) kann ein Achtgeben auf die verschiedenen Haustorientypen der *Scrophulariaceen* zur Verbesserung der systematischen Gliederung dieser Familie beitragen. Überhaupt sind die meisten Forscher, die in späterer Zeit Pflanzen untersucht haben, in deren Samenanlagen Endospermhaustorien vorkommen, geneigt, ihnen eine gewisse systematische Bedeutung zuzuschreiben. Wenigstens wenn sie eine ganz spezielle Ausbildung aufweisen, die jedoch für einen Verwandtschaftskreis sehr konstant ist, darf man meiner Ansicht nach ihre Bedeutung nicht unterschätzen. Wenn derartige Bildungen bei Pflanzen von unsicherer systematischer Stellung angetroffen werden, können sie gewiss zur Klarstellung der Verwandtschaftsverhältnisse dieser Pflanzen beitragen.

Zuletzt mag in diesem Zusammanhang daran erinnert werden, dass, während die eigentlichen Systematiker kaum jemals den verschiedenen Endospermtypen eine Bedeutung für die Systematik zuerkannt

haben, wenigstens einige von ihnen den Endospermhaustorien nicht jede Bedeutung in dieser Hinsicht haben absprechen wollen. Nach Engler (*40*, S. XX) verdienen sie »Beachtung für die Systematik engerer Verwandtschaftskreise». v. Wettstein (*155*, S. 717) schreibt: »Sehr charakteristisch für die *Scrophulariaceen* und für alle von diesen abzuleitenden Familien scheint das Vorkommen von 'Endospermhaustorien' in der Samenanlage zu sein».

Wenn die Merkmale, die man aus der Entwicklungsgeschichte der Samen entnehmen könnte, vielleicht nicht so verwendbar sind, wie sie verdienten, so hängt dies gewiss in erster Linie damit zusammen, dass die Samenentwicklung nur bei wenigen Pflanzen studiert worden ist. Über zahlreiche Familien liegen gar keine derartigen Untersuchungen vor. Ausserdem sind von den meisten Familien nur einzelnen Typen entwicklungsgeschichtliche Studien gewidmet worden. Dies ist sehr zu bedauern. Wenn die Embryologie der Phanerogamen der Systematik grössere Dienste leisten können soll, so müssen die Untersuchungen auf viel zahlreichere Typen ausgedehnt werden. Sie müssen auch in viel höherem Grade, als dies bis jetzt der Fall gewesen ist, von systematischen Gesichtspunkten geleitet werden.

Nach diesen ziemlich weitläufigen Exkursen wollen wir unsre ursprüngliche Frage wieder aufnehmen, nämlich die, ob die Entwicklungsgeschichte des Endosperms in den vier eigentlichen *Bicornes*-Familien, wie sie oben beschrieben worden ist, zur Charakterisierung der *Bicornes*-Reihe beitragen könnte. Diese Frage müssen wir unbedingt bejahen. Die drei Momente, die von allen untersuchten Vertretern der betreffenden Familien ausnahmslos gelten (vgl. oben) finden sich nur bei den *Empetraceen* vereinigt wieder.

In den zwei folgenden Abschnitten wollen wir sehen, welche Bedeutung der Bau der Antheren und die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen für die Beurteilung der systematischen Stellung der *Diapensiaceen* und *Empetraceen* haben.

II. DIAPENSIACEAE.

Die Gattung *Diapensia* wurde von den älteren Systematikern gewöhnlich zu den *Polemoniaceen* gerechnet. Das dreizählige Gynöceum scheint den wichtigsten Grund für diese Ansicht abzugeben. Andere betrachteten sie als eine anomale *Ericaceen*-Gattung oder liessen sie zusammen mit *Pyxidanthera* eine eigene Familie, *Diapensiaceae*,

bilden, die der *Bicornes*-Reihe zugezählt wurde. Die Blütenmorphologie wurde von Gray (*50* u. *51*) am eingehendsten studiert. Nach Gray weichen diese Gattungen von den *Polemoniaceen* durch mehrere Merkmale ab, und zwar durch den freiblättrigen Kelch, die nicht convolute Knospenlage der Krone, den nicht dreispaltigen Griffel und das weniger entwickelte Embryo. Alle diese Merkmale nähern sie den *Ericaceen*. Die erheblichste Abweichung von diesen liegt nach ihm im einfachen Pollen. Sowohl dieses als dreifächeriger Fruchtknoten kommen aber auch bei unbestrittenen *Bicornes*-Typen vor. In den Schlund der Krone eingefügte Staubblätter besitzen auch *Loiseleuria*, die meisten *Epacridaceen* u. a. Manches spricht somit für eine Verwandtschaft mit den *Bicornes*-Familien.

Gray versetzte aber noch einige Gattungen zu den *Diapensiaceen*, und zwar *Schizocodon*, die einige Systematiker als eine durch dreifächerigen Fruchtknoten und episepale Staubblätter abweichende *Primulaceen*-Gattung betrachteten [vgl. z. B. Drude (*34*, S. 50)], *Shortia* und *Galax*. Die letzte Gattung wurde z. B. von Eichler (*38*, I, S. 344) zögernd den *Pyrolaceen* untergeordnet. Später kam auch die Gattung *Berneuxia* hinzu (*7*, II, S. 621). Die Blüten dieser Typen weichen von denjenigen von *Diapensia* und *Pyxidanthera* durch das Vorkommen von fünf epipetalen Schuppen ab, die man als Staminodien gedeutet hat. Die Familie besteht somit aus sechs Gattungen mit 11 Arten. Drude (*35*, S. 81) verteilt sie auf zwei Tribus: *Diapensieae* (*Diapensia* u. *Pyxidanthera*) und *Galacineae* (die übrigen Gattungen). Fast alle Systematiker der Jetztzeit rechnen auch die *Diapensiaceen* zu der *Bicornes*-Reihe. Drude und v. Wettstein (*155*, S. 559) sehen in den *Diapensiaceen* ein Verbindungsglied zwischen dieser Reihe und den *Primulaceen*, eine Auffassung, die aber z. B. Bentham et Hooker (*7*, II, S. 619) entschieden abweisen.

Die meisten Arten der Familie bewohnen sehr kleine Verbreitungsbezirke und sind auf Ost-Asien und das östliche Nord-Amerika beschränkt. Nur die Gattung *Diapensia* ist weiter verbreitet. Die eine Art kommt nur im Himalaya vor, die andere, *D. lapponica*, ist eine arktisch-circumpolare Pflanze, die auch in den skandinavischen Hochgebirgen ziemlich häufig vorkommt. Keiner *Diapensiacee* sind bis jetzt entwicklungsgeschichtliche Studien gewidmet worden. Mit der Embryologie der anderen *Bicornes*-Familien vor Augen könnte man gewiss erwarten, dass solche interessante Tatsachen zu Tage bringen würden. Man könnte auch hoffen, neue Gesichtspunkte

für die Frage nach der systematischen Stellung der Familie zu erhalten. Nur *Diapensia lapponica* stand mir zur Verfügung.

1. *Bau und Entwicklung der Blüten (abgesehen von den Samenanlagen).*

Die Blüten von *Diapensia*[1] werden im Jahre, das der Anthese vorausgeht, angelegt. In den jüngsten von mir untersuchten Blütenknospen waren alle Teile angelegt (Mitte August 1912). In den vier Archesporpartieen der Antheren waren die Pollenmutterzellen fertig, aber noch nicht isoliert. Die Wand bestand aus etwa sechs Zellschichten. Im Fruchtknoten war der Griffelkanal nach aussen noch nicht völlig geschlossen. Die ersten Anlagen der Samenknospen waren als kleine abgerundete Höcker sichtbar. Vom Archespor war aber nichts zu sehen. Wahrscheinlich schreitet die herbstliche Entwicklung nicht beträchtlich weiter fort. Wenigstens scheint die Tetradenteilung der Anthese nur kurz vorauszugehen.

Die *Diapensia*-Antheren wenden ihre abwärts divergierenden Thecae dem Zentrum der Blüte zu. Sie öffnen sich durch Längsspalten. Bei *Schizocodon soldanelloides* sind sie lateral und öffnen sich in derselben Weise, etwa am Rande der Anthere.

Bei beiden Gattungen kommt in der Antherenwand ein ziemlich typisch ausgebildetes Endothecium vor (vgl. Fig. 7 *a*). Bei *Galax aphylla* ist jede Anthere mit nur einer quergestellten anfänglich zweifächerigen Theca versehen (vgl. z. B. 7, II, S. 621). Diese öffnet sich durch eine nach innen gekehrte Längsspalte, aber hier habe ich keine fibrösen Zellen gefunden. Die dünnsten Wandpartieen sind nur aus den papillös vorgewölbten Epidermiszellen aufgebaut. Die Pollenkörner aller Gattungen sind nicht zusammengesetzt.

Die Fruchtknoten aller Gattungen sind dreifächerig. Die zahlreichen anatropen—amphitropen Samenanlagen sind an kräftigen vor-

[1] Wenn ich im Folgenden nur *Diapensia* schreibe, meine ich stets *D. lapponica*. — Mein meistes Untersuchungsmaterial war mit der Juel-schen Mischung (Zinkchlorid-50%-Alkohol-Eisessig) fixiert. Es wurde mir von den Herren Prof. Dr. O. Juel und Cand. phil. S. Mårtensson zur Untersuchung überbracht. Die Kollektionen, die in Jämtland und Torne Lappmark eingelegt waren, bestanden ausschliesslich aus Fruchtknoten, die aus den Blüten herauspräpariert waren. Jüngere Entwicklungsstadien fehlten fast gänzlich. Solche und Antheren lagen mir aber in anderem Material zum Teil vor. Der Orientierung der Samenanlagen zufolge bekam ich bei Schneiden ganzer Fruchtknoten nur selten gute mediane Längsschnitte durch die Samenanlagen. Es ist mir somit nicht möglich gewesen, eine vollständige Serie aller Stadien zu bekommen. Ich hoffe aber, dass die Lücken weniger wichtige Einzelheiten betreffen.

gewölbten Plazenten befestigt, was auch von *Schizocodon* gilt. Bei *Galax* sind die Samenanlagen nach Baillon (5, S. 158 u. 208) aufsteigend apotrop, was mir jedoch etwas fraglich erscheint. Über die Orientierung der Samenanlagen der übrigen Gattungen kenne ich nur eine vom Verfasser selbst als unsicher hervorgehobene Angabe, dass in den Samen von *Shortia* das Würzelchen nach oben gerichtet sei [Maximowicz (*96*, S. 20)].

Die am Rande der Plazenta von *Diapensia* gelegenen Samenanla-

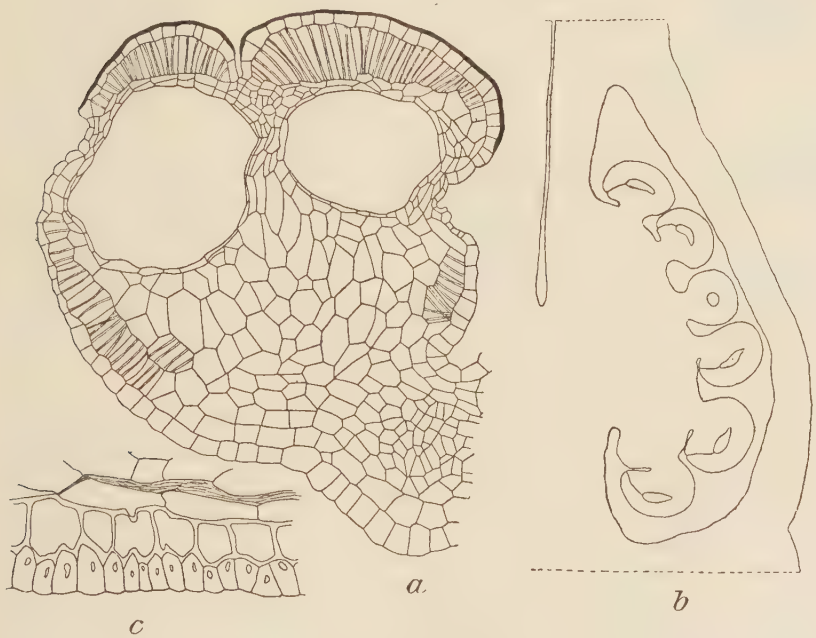

Fig. 7. *a*, Antherenhälfte von *Diapensia lapponica* ($\frac{1}{1}^{1}$^{0}); *b*, Schematische Längsschnitt eines Fruchtfaches von *Diapensia lapponica* ($\frac{8}{1}^{0}$); *c*, Die innersten Schichten der Fruchtwand von *Schizocodon soldanelloides* ($\frac{3}{1}^{5}$).

gen sind etwas jünger als die zentralen. Bisweilen findet man eine beträchtliche Ungleichzeitigkeit. Ich habe periphere Samenknospen, wo das Integument kaum angelegt war, in denselben Fruchtknoten gefunden, wo die zentralen bereits achtkernige Embryosäcke enthielten. Die Umbiegung der Samenanlagen ist gewöhnlich zentrifugal. Schwankungen kommen besonders in den zentralen Teilen der Plazenta vor. Die zentralen Samenanlagen sind anatrop, die peripheren mehr oder weniger amphitrop (Fig. 7 *b* u. 8 *e*). Sie sind heterotrop. Ein völlig übereinstimmendes Verhalten zeigen die

Samenlagen von *Schizocodon soldanelloides*, was ich an aufgeweichtem Herbarmaterial feststellen konnte.

Die Frucht aller Gattungen ist eine dürre loculicide Kapsel. Der Bau der Fruchtwand von *Diapensia* ist von Grevel (52, S. 371) beschrieben. Ihre beiden innersten Zellschichten, die sich auch in etwa derselben Ausbildung an den Scheidewänden fortsetzen, sind verholzt. Die Zellwände der innersten Schicht sind am stärksten verdickt. Ganz denselben Bau fand ich bei *Galax* und *Schizocodon soldanelloides* (Fig. 7 *c*).

2. *Entwicklung der Samenanlagen vor der Befruchtung.*

Wenn das einzige Integument von *Diapensia* die Nuzellusspitze übergipfelt hat, hat die subepidermale Embryosackmutterzelle ihre Tetradenteilung vollendet. Es werden vier hinter einander gelegene Zellen gebildet (Fig. 8 *c*). Die haploide Chromosomenzahl beträgt sechs (Fig. 8 *a*), die diploide zwölf, was ich durch Zählungen sowohl im Embryo als im Integument feststellen konnte. Die Zellkerne sind sehr chromatinreich. Prochromosomen sind in vegetativen Zellen nicht sichtbar.

Die unterste Tetradenzelle entwickelt sich in normaler Weise zum Embryosack. Die drei anderen werden verdrängt und sind als stark farbenspeichernde Reste lange zu sehen (Fig. 8 *d* u. *e*). Auch die umliegenden Nuzelluszellen werden grösstenteils verdrängt. Nur um die Basis des Embryosackes sieht man bisweilen kleine Reste davon. Der Embryosack grenzt unmittelbar an die innerste Schicht des Integuments und der Raphe. Diese Schicht wird nicht als ein Tapetum ausgebildet (Fig. 8 *e*). Vielleicht sind ihre Zellen etwas plasmareicher als die übrigen Integumentzellen. Die beiden Polkerne kopulieren in der mittleren Zone des Embryosackes an dessen einer Seite.

Der befruchtungsreife Embryosack ist sehr plasmareich. Der Zentralkern liegt nahe der Eizelle von dichtem Plasma umgeben. Die drei Antipoden sind deutlich sichtbar. Die Mikropyle ist sehr eng und ist nur an gut gelungenen Schnitten zu entdecken. Ein kleines Leitbündel endet in der Raphe. Erst in fast reifen Samen sieht man in diesem einzelne Tracheiden.

3. *Befruchtung und Entwicklung der Samenanlage nach der Befruchtung.*

Der Pollenschlauch von *Diapensia* nimmt seinen Weg durch die enge Mikropyle und scheint seinen Inhalt in eine Synergide zu ergiessen. In soeben befruchteten Samenanlagen ist die eine Syner-

Fig. 8. *Diapensia lapponica.* *a*, Heterotypische Spindel in der Embryosackmutterzelle ($^{11}_{1}{}^{40}$); *b*, Junge Samenanlage mit einzelligem Archespor ($^{38}_{1}{}^{0}$); *c*, Samenanlage mit Tetrade ($^{38}_{1}{}^{0}$); *d*, Zweikerniger Embryosack ($^{63}_{1}{}^{5}$); *e*, Befruchtungsreife Samenanlage am Rand der Plazenta ($^{16}_{1}{}^{0}$).

gide von stark färbbarem Plasma erfüllt, während die andere unverändert erscheint. Die Kerne des Endosperms enthalten 18 Chromosomen. Es ist somit deutlich, dass sogen. doppelte Befruchtung stattfindet.

Bald teilt sich der primäre Endospermkern. Es entstehen zwei hinter einander gelegene Zellen. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Die Orientierung der späteren Wände schwankt. Bisweilen entsteht noch eine Querwand, in anderen Fällen werden die zwei ersten Zellen durch Längswände geteilt.[1] Am häufigsten aber sind die Wände schief gestellt (Fig. 9 *b—d*). Die Antipoden verschwinden mehr oder weniger früh. Der Embryosack wird von mehreren Endospermzellen ausgefüllt, bevor eine beträchtliche Vergrösserung desselben stattfindet (vgl. die in demselben Masstabe gezeichneten Fig. 9 *b—d*). Die spätere Entwicklung ist zuerst hauptsächlich auf einen Zuwachs in der Breite beschränkt. Der Endospermkörper bekommt eine fast isodiametrische Form (Fig. 9 *e*). Seine definitive Form ist die eines Zylindersektors. Im reifen Endosperm finden sich keine Stärkekörner. Dagegen sind seine Zellen von Proteinkörnern vollgepfropft.

Auf keiner Entwicklungsstufe des Endosperms kommen irgend welche Bildungen vor, die den Haustorien der typischen *Bicornes*-Familien entsprechen könnten. Auch in reifen Samen von *Galax* und *Schizocodon soldanelloides* habe ich keine Reste davon gefunden. Die peripheren Endospermzellen von *Diapensia* sind sämmtlich bei dem Aussaugen des Integuments und der Raphe in gleichem Masse tätig. Sie sind während der Entwicklung plasmareicher als die inneren. Man kann dies vielleicht mit der Abwesenheit des Tapetums zusammenstellen [vgl. Schmid (*124*, S. 116)].

Wenn das Endosperm von *Diapensia*, die in der Fig. 9 *e* dargestellte Entwicklung erreicht hat, hat die Verdrängung der übrigen Teile der Samenanlage kaum begonnen. Ihre Zellen haben sich nämlich schneller als das Endosperm vergrössert. Der Same bekommt früh seine endgültige Form und Grösse. Im reifen Samen (Fig. 9 *f*) ist das Endosperm nur von der Epidermis umgeben. Sie liefert die einschichtige Samenschale. Besonders ihre Innen- und Seitenwände sind stark verdickt und von einigen Poren durchsetzt (Fig. 9 *i*). Innerhalb der Epidermis findet sich eine Schicht

[1] Wenn ich von »Wänden» im jungen Endosperm spreche, lasse ich es im allgemeinen dahingestellt sein, ob die Zellen nackt oder mit wirklichen Zellmembranen versehen sind. Man findet oft die Angabe, dass die zuerst gebildeten Endospermzellen anfangs nackt sind. Auch ich habe in den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten gewöhnlich keine Wände gesehen. So auch bei *Diapensia*. Durch eine Nachfärbung mit Lichtgrün traten solche aber deutlich hervor. Um sicher zu sein, muss man daher Farbstoffe, die auch die Wände färben, brauchen.

Fig. 9. *Diapensia lapponica*. *a*, Befruchtungsreifer Embryosack ($^{380}_{1}$); *b—e*, Junge Endospermstadien ($^{380}_{1}$); *f*, Reifer Samen ($^{80}_{1}$); *g* u. *h*, Embryonen ($^{780}_{1}$); *i*, Samenschale ($^{635}_{1}$).

von streifiger Struktur, die sich aus den verdrängten Teilen des Integuments und der Raphe zusammensetzt. Die Samenschale von *Galax* und *Schizocodon soldanelloides* ist wie die von *Diapensia* gebaut.

Mehrere Endospermzellen sind bei *Diapensia* bereits gebildet, wenn die befruchtete Eizelle sich teilt. Ein kurzer Suspensor aus drei

Zellen trägt die Embryokugel (vgl. Fig. 9 *g* u. *h*). Im reifen Samen sind die Keimblätter wohl entwickelt, was auch von *Galax* und *Schizocodon soldanelloides* gilt.

4. *Einige Betrachtungen über die systematische Stellung der Diapensiaceen.*

Wir haben oben die Ergebnisse einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung von *Diapensia* mitgeteilt und wollen jetzt nachsehen, ob sie für die Erkenntnis der systematischen Stellung der *Diapensiaceen* wichtigere Tatsachen enthalten. Es muss dann aber zuerst betont werden, dass solche Betrachtungen als ziemlich schwach begründet erscheinen müssen, so lange die Untersuchungen eine einzige Art umfassen. Besonders vorsichtig muss man vorgehen, wenn es Familien gilt, in denen verschiedene Typen vereinigt sind, deren Zusammengehörigkeit nicht ganz sicher erwiesen ist.

Anklänge an die *Primulaceen* habe ich nicht finden können. Bei den *Primulaceen* sind die Samenanlagen bitegmisch, bei den *Diapensiaceen* unitegmisch. Das Endosperm von *Diapensia* wird durch sukzessive Zellteilung, dasjenige der *Primulaceen* [wenigstens bei *Lysimachia Ephemerum* und *Primula elatior*, nach Soltwedel (*134*, S. 353 u. 360)] durch freie Zellbildung gebildet. Die Übereinstimmungen zwischen den beiden Familien scheinen mir auf eine hauptsächlich habituelle Analogie gewisser Formen, namentlich *Schizocodon* und *Soldanella*, beschränkt zu sein. Überhaupt erscheint mir die Verwandtschaft zwischen den zwei Reihen *Bicornes* und *Primulales* sehr fraglich. Die Samenanlagen und besonders deren Entwicklungsgeschichte sind ja so verschieden wie möglich.

Wir haben bereits oben gesehen, dass verschiedene Gründe für eine Einreihung der *Diapensiaceen* unter die *Bicornes*-Familien sprechen. Meine Hoffnung, diese Auffassung durch eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung fester begründen zu können, ist aber schlecht erfüllt worden. Von den neuen Tatsachen, die durch meine Studien bekannt geworden sind, stimmen freilich einige mit denjenigen überein, die die sicheren *Bicornes*-Familien charakterisieren, so z. B. die Orientierung, der Bau und die Entwicklung der Samenanlagen vor der Befruchtung, wenn wir vom Tapetum absehen, der Bau der Samenschale und die Endospermbildung durch sukzessive Zellteilung. Dies sind aber Merkmale, die sie mit zahlreichen anderen Familien teilen. Aber in anderen

und meiner Ansicht nach schwerwiegenderen Punkten weichen die *Diapensiaceen* von den betreffenden Familien ab. In den Antherenwänden von *Diapensia* und *Schizocodon* findet sich ein typisches Endothecium, während in den merkwürdig gebauten *Galax*-Antheren ein solches nicht vorkommt. Wie wir oben sahen, kommt eine fast normale fibröse Schicht unter den sicheren *Bicornes*-Familien nur bei *Clethra* vor. Von den für diese Familien so charakteristischen und bei allen untersuchten Arten angetroffenen Endospermhaustorien wurde bei den *Diapensiaceen* nichts gefunden. Betreffs der frühen Endospermstadien liegen auch Verschiedenheiten vor, was aus den obigen Darstellungen hervorgehen dürfte. Die Endospermbildung gleicht mehr z. B. derjenigen der meisten *Solanaceen* als der der *Bicornes*-Typen. Nun mag freilich daran erinnert werden, dass die Haustorien bei einer Gattung vorkommen können, während sie bei einer nahestehenden Gattung fehlen. *Utricularia* und *Pinguicula* liefern wahrscheinlich hierhergehörige Beispiele (*98*). Aber wie wir oben sahen, gibt es kaum ein anderes Merkmal, das von den sicheren *Bicornes*-Familien so ausnahmslos gilt, wie die Entwicklungsgeschichte des Endosperms und insbesondere das Vorkommen der Endospermhaustorien. Wir sahen auch, dass ihr Vorkommen oder Fehlen meistens wichtige systematische Momente bedeutet, die man nicht unterschätzen darf. Ich glaube daher, dass man zu dem Schluss getrieben wird, dass man die *Diapensiaceen* aus keinem jetzt lebenden *Bicornes*-Typus ableiten kann. Für mich sind der Bau der Antheren und das Fehlen der Endospermhaustorien (und eines Tapetums) in den Samenanlagen entscheidend. Wir können von den anderen morphologischen Merkmalen der *Diapensiaceen* andere anführen, wodurch diese Pflanzen von dem, was wir als für die *Bicornes*-Familien typisch betrachten, abweichen, so z. B. den Öffnungsmechanismus der Antheren, die einfachen Pollenkörner, das dreizählige Gynöceum, das Fehlen von Discuseffigurationen in der Blüte, den schwach entwickelten Embryoträger, u. s. w.

Von den nur wenig untersuchten *Polemoniaceen* weicht *Diapensia* auch durch ihre Embryologie erheblich ab. Die Samenanlagen der *Polemoniaceen* kehren nach allen übereinstimmenden Angaben ihre Mikropyle nach unten und aussen. Bei *Diapensia* sind sie heterotrop. Nach Jönsson (*82*, S. 17) teilt sich die Embryosackmutterzelle von *Polemonium coeruleum* nur in zwei Tochterzellen, von denen die hinterste zum Embryosack auswächst. Ich selbst habe wie

gewöhnlich vier Tetradenzellen gefunden. Bei *Diapensia* entstehen desgleichen vier Tetradenzellen. Bei den meisten *Polemoniaceen* wird der Embryosack von einem markierten Tapetum umgeben. Ein solches kommt aber bei *Phlox* und *Leptosiphon* ebenso wenig wie bei *Diapensia* vor (*10*). Die *Polemoniaceen* bilden nach Billings (*10*) das Endosperm durch freie Zellbildung. Ihre Samenschale ist in der Regel mehrschichtig. Nur bei *Phlox*-Arten fand Hüller (*73*, S. 214) sie beinahe auf die Epidermis reduziert. Bei den meisten Arten verschleimen die Aussen- und Seitenwände der Epidermis in Wasser. Nur *Phlox* scheint eine Ausnahme zu machen (*73*, S. 216). Die Samenschale der *Diapensiaceen* ist einschichtig.

Meine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte hat demnach die Auffassung bestätigt, dass man die *Diapensiaceen* mit den *Polemoniaceen* nicht vereinigen kann. Man kann aber nicht deswegen die Möglichkeit einer Verwandtschaft ganz leugnen. Fast alle Merkmale, die die *Diapensiaceen* von den *Polemoniaceen* entfernen, finden sich bei anderen *Tubiflorae*-Familien. Es ist das Vorkommen der »Staminodien» bei den *Galacineen*, das die erheblichste Abweichung ausmacht. Indessen mag daran erinnert werden, dass dem Aussehen nach völlig entsprechende Schuppen in den Kronen gewisser *Hydrophyllaceen* vorkommen. Wenn man die *Diapensiaceen* zu den *Tubiflorae* rechnen will, sollte man sie meiner Ansicht nach eher mit anderen mehr oder weniger primitiven Familien dieser Reihe als mit den *Polemoniaceen* vergleichen. In der Tat zeigt besonders die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen auffallende Ähnlichkeiten mit derjenigen der meisten *Solanaceen*. Leider sind die primitiven *Tubiflorae*-Familien entwicklungsgeschichtlich nur wenig untersucht. Solche Studien würden ohne Zweifel interessante Tatsachen an den Tag bringen. Mit unsrer jetzigen Kenntnis finde ich es aber aussichtslos, eine mögliche Verwandtschaft zwischen den *Diapensiaceen* und z. B. den *Hydrophyllaceen* oder den *Solanaceen* ausführlicher zu besprechen.

Anstatt zu einer Klarlegung der systematischen Stellung der *Diapensiaceen* beizutragen, haben meine Untersuchungen die Unsicherheit vergrössert. Ihre Stellung ist unsicherer als jemals zuvor. Um der Familie nicht einen neuen ebenso unsicheren Platz zuzuteilen, halte ich es für das zweckmässigste, dass man sie vorläufig in der *Bicornes*-Reihe stehen bleiben lässt. Sie nehmen aber hier eine viel isoliertere Stellung ein, als man bis jetzt angenommen hat. Der Bau der Antheren und die Endospermbildung weisen auf eine ursprüng-

lichere Entwicklungsstufe als die von den anderen Familien erreichte hin. Wenn man die Engler'sche Aufstellung der systematischen Einheiten annimmt, muss man meiner Ansicht nach die *Bicornes*-Reihe in wenigstens zwei Unterreihen zerlegen, die man *Diapensiineae* und *Ericineae* nennen könnte. Zu dieser rechnen wir dann vorläufig die *Ericaceen, Clethraceen, Epacridaceen* und *Pyrolaceen*, zu jener nur die *Diapensiaceen*. Für eine sichere Entscheidung über die Stellung der *Lennoaceen* reichen die bisherigen Untersuchungen kaum aus.

III. EMPETRACEAE.

1. *Verschiedene Ansichten über die systematische Stellung der Empetraceen.*

Wenn ich unten eine kurze Übersicht der verschiedenen Ansichten über die Stellung der *Empetraceen* gebe, kann ich natürlich nur solche erwähnen, die mir von grösserer Bedeutung scheinen.

Die Gattung *Empetrum* wurde von Linné aufgestellt. Er kannte zwei Arten, *E. nigrum* und *album* (jetzt *Corema album*). Diese Arten wurden von de Jussieu (1791) (*85*, S. 181) den »*Genera Ericis affinia*» zugezählt. Er gründete diese Auffassung hauptsächlich auf den ericoiden Habitus, hob aber gleichzeitig die Unsicherheit dieser Einreihung hervor. Von Nuttall (1818) (*106*, S. 233) wurden *Empetrum* und die monotype in der Zwischenzeit beschriebene *Ceratiola* als eine Sektion den *Coniferen* untergeordnet. Die drei Gattungen — *Corema* wurde jetzt als eine eigene Gattung aufgestellt — wurden von Don (1827) (*33*) zu einer natürlichen Gruppe, *Empetreae*, vereinigt. Seine Ausführungen über die systematische Stellung der Gruppe sind die bis jetzt vollständigsten. Eine Verwandtschaft mit den *Ericeen* anzunehmen, betrachtet er als unmöglich. »It would only be a waste of time to attempt to point out the discrepances between the *Empetreæ* and *Ericeæ*» (l. c., S. 59). Dagegen versucht er, eine nahe Verwandtschaft sowohl mit den *Euphorbiaceen* als mit den *Celastrineen* darzulegen. »The *Euphorbiaceæ* and *Empetreæ* agree, therefore, in the imbricate æstivation of their calyx; in the stamens being opposite to the divisions of the calyx, and both these being of an equal and definite number; in having bilocular anthers; in their superior ovarium; in the plurality of styles; in their divided stigmas; and, lastly, in the arrangement of the ovula, and the presence of a copious albumen» (l. c.). Er vergleicht auch den Blütenstand von

Corema album mit demjenigen von *Buxus,* der zu dieser Zeit zu den *Euphorbiaceen* gerechnet wurde. Die einzige bedeutende Abweichung liegt nach ihm in dem bei den *Empetreen* aufrechten Embryo, dessen Würzelchen somit nach unten gerichtet ist. Ob man die Gruppe als eine besondere Familie abtrennen soll, oder ob man sie als eine Sektion der *Euphorbiaceen* aufführen soll, betrachtet Don (l. c., S. 63) als eine Geschmacksache. Die Auffassung Dons wurde nachher lange von den hervorragendsten Systematikern der Zeit gebilligt. Stets betrachtete man die *Euphorbiaceen* (und die *Buxaceen,* wenn diese getrennt behandelt wurden) und die *Celastrineen* als die nächsten Verwandten der *Empetraceen.* Jeder Gedanke, eine Verwandtschaft mit den *Ericineen* anzunehmen, wurde ohne weiteres abgewiesen. Nur in der Blattform und dem Tetradenpollen konnte man Analogieen zu diesen finden. Man vergleiche z. B. Endlicher (*39,* S. 1106), de Candolle (*21,* S. 24) und Eichler (*38,* II, S. 405). In der im Jahre 1880 erschienenen Bearbeitung der *Empetraceen* von Bentham et Hooker (*7,* III, S. 413—415) wurden sie freilich unter die *Dicotyledones monochlamydeae* aufgenommen, aber hier unter die *Ordines anomali* gezählt (l. c., S. VI). Sie waren der Ansicht, dass Anknüpfungspunkte an die *Euphorbiaceen* vorliegen, aber dass die Unterschiede so bedeutend sind, dass die Familie nicht gern zu einer der anderen Ordnungen gezählt werden kann.

In dem jetzt fast alleinherrschenden Engler'schen System bilden die *Empetraceen* eine Unterreihe, *Empetrineae,* der *Sapindales*-Reihe. Pax (*111,* S. 125), der die Familie in den »Natürlichen Pflanzenfamilien» (von Engler und Prantl) behandelt hat, schreibt, dass sie zu den *Ericaceen* »in keinerlei erkennbaren verwandtschaftlichen Beziehungen stehen». Mit den *Euphorbiaceen* sind sie auch nicht näher verwandt. Dagegen schreibt er: »Die Blütenverhältnisse und insbesondere der Bau der Samenanlagen lassen keinen Zweifel, dass die *Empetraceae* in die Reihe der *Sapindales* . . . . einzuschalten sind, unter denen sie den *Celastraceae* und namentlich *Buxaceae* am nächsten stehen». Der Unterschied zwischen dieser und z. B. Eichlers Auffassung ist ja nicht gross. Er hängt hauptsächlich mit der dominierenden Bedeutung zusammen, die im Engler'schen System der Orientierung der Samenanlagen — ob epi- oder apotrop — zuerkannt wird.

Es fehlt aber auch im achtzehnten Jahrhundert nicht an Stimmen, die die Ansicht geltend zu machen versuchten, dass die *Empetraceen* wirklich ihre nächsten Verwandten unter den *Bicornes*

haben. So betrachtet Agardh (*1*, S. 103) die *Empetraceen* als wahrscheinlich mit den *Ericaceen* nahe verwandt. Gray (*49*, S. 393) nennt die Familie »probably an apetalous and polygamous or diœceous degenerate form of *Ericaceæ*». Baillon (*5*) vereinigt alle *Bicornes*-Typen zu einer Familie und rechnet hierher auch die *Empetraceen*, die er für »un état réduit du type des *Éricées*» (*5*, S. 145) hält. Am ausführlichsten und zum Teil durch Heranziehen neuer Gesichtspunkte hat Solms-Laubach (1870) (*132*, S. 170—173) versucht, eine ähnliche Ansicht zu begründen. Er weist besonders auf die zahlreichen Analogieen mit den *Lennoaceen* hin. Ausserdem macht er auf die völlige Übereinstimmung zwischen dem Tetradenpollen der *Empetraceen* und demjenigen der *Ericaceen* aufmerksam (vgl. oben). Auch Hallier (z. B. *58*, S. 17; *59*, S. 76) schliesst sich in seinen letzten Arbeiten über das Angiospermen-System dieser Auffassung an. Er gibt aber als Grund dieser Ansicht nur den Umstand an, dass beide Familien tenuinuzellate unitegmische Samenanlagen besitzen.

In den neuesten systematischen Handbüchern von Warming (*150*) und v. Wettstein (*155*) finden wir die *Empetraceen* in hauptsächlicher Übereinstimmung mit der herrschenden Ansicht untergebracht. Warming stellt sie zu den *Tricoccae*, v. Wettstein zu den *Celastrales*, aber beide betonen die Unsicherheit ihrer Stellung.

Aus der obigen geschichtlichen Übersicht geht meiner Ansicht nach hervor, dass die Tatsachen, die die bisherigen Ansichten der verschiedenen Forscher gestützt haben, kaum hinreichen, um den *Empetraceen* eine gesicherte Stellung im System zu geben. »Ausführlicheres und Genaueres über die Affinitäten der *Empetreen* muss natürlicher Weise die Entwicklungsgeschichte der Blüthen lehren» [Solms-Laubach (*132*, S. 172)].

2. *Bau und Entwicklung der Blüte (abgesehen von den Samenanlagen).*

Zu den *Empetraceen* werden nur drei Gattungen, *Corema*, *Ceratiola* und *Empetrum*, die resp. 2, 1 u. 2 Arten umfassen, gerechnet. Am häufigsten sind alle Arten dioecisch. Bei *Ceratiola ericoides* habe ich an weiblichen Individuen einzelne männliche Blüten gefunden. *Corema Conradi* ist sehr selten monoecisch oder polygam (*49*, S. 393). In gewissen Gegenden ist *Empetrum nigrum* öfter polygam als dioecisch. Dies gilt besonders in der Arktis und dem nordskandinavischen Hochlande [vgl. z. B. Mentz (*97*, S. 165)]. In

Schweden sind die polygamen und monoecischen Individuen schon im mittleren Dalarne häufiger als die dioecischen. Alle Übergänge zwischen den vollständigen hermaphroditischen und den eingeschlechtlichen Blüten kommen oft bei ein und demselben Individuum vor. Das Geschlecht eines Individuums ist offenbar nicht völlig konstant. An einer im hiesigen Garten vorkommenden *Empetrum*-Pflanze,[1] die aus Jämtland stammte, entdeckte ich im Jahre 1908 nur männliche Blüten, 1910 blühte sie polygam, die meisten Blüten waren rein weiblich.

Eichler (*38*, II, S. 403) beschreibt die *Empetrum*-Blüte mit folgenden treffenden Worten: »Mit einem 3-blättrigen, schwach nach $^1/_3$ deckenden Kelche wechseln 3 Kronenblätter ab, in offener Präfloration, und mit diesen 3 Staubgefässe mit introrsen Antheren. Der oberständige Fruchtknoten zeigt 6—9 vollständige Fächer und ebenso viele, denselben superponirte, mehr weniger gelappte Narben auf kurzem Griffel; die Fächer enthalten nur je ein einziges Ovulum, das vom Grunde aufsteigend, anatrop, apotrop und also mit der Raphe nach innen, mit der Mikropyle nach unten und aussen gerichtet ist. Die Frucht ist eine Steinbeere mit gesonderten, 1-samigen Kernen.» Das Blütendiagramm, namentlich die Präfloration des Kelches, schwankt beträchtlich, wie besonders von Strandmark (*136*) nachgewiesen wurde. Ich kann seine Angaben bestätigen.

In einer Übersicht der Merkmale dieser Familie gibt Don (*33*, S. 62) an, dass der Fruchtknoten auf einem fleischigen Discus sitzt. Die Mehrzahl der späteren Systematiker erwähnen denselben nicht oder leugnen sogar dessen Vorhandensein. Baillon z. B. sagt nichts davon, liefert aber eine Figur (*5*, Fig. 162), die eine weibliche Blüte von *Empetrum nigrum* darstellt und einen deutlichen die Basis des Fruchtknotens umgebenden Discus zeigt. In allen von mir untersuchten weiblichen Blüten von *Empetrum* habe ich einen kleinen aber stets deutlichen Discus gefunden (Fig. 12 *c*). Ebenso deutlich markiert fand ich ihn bei *Ceratiola ericoides*. Dagegen fand ich ihn nicht bei *Corema Conradi* [vgl. auch Baillon (*5*, Fig. 165)]. Es scheint somit auch in diesem Punkt ein Unterschied zwischen den zwei Tribus, *Coremateae* und *Empetreae*, welch letzterer auch *Ceratiola* umfasst [Pax (*111*)], zu bestehen.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüten muss als völlig unbekannt

[1] Wenn ich im Folgenden nur *Empetrum* schreibe, meine ich überall *E. nigrum*. Von *E. rubrum* habe ich nur reife in Alkohol aufbewahrte Samen untersucht. Von den übrigen *Empetraceen* standen mir nur Herbarexemplare zur Verfügung.

betrachtet werden. Meine unten gelieferten Angaben hierüber sind demnach die ersten.[1]

Empetrum gehört zu den am frühesten blühenden Frühjahrsgewächsen der skandinavischen Flora. Seine Blüten werden daher in der vorhergehenden Vegetationsperiode angelegt. Die Blütenknospen haben nach Mentz (97, S. 166) in der Arktis Anfang September dieselbe Grösse wie im Frühling aufzuweisen. Ich selbst habe die jüngsten Anlagen der nächstjährigen Blüten schon eine kurze Zeit nach der Blütenperiode gefunden.[2] Die Früchte sind noch nicht reif. Die Entwicklung beansprucht demnach mehr als ein ganzes Jahr. In den jüngsten von mir näher untersuchten Knospen (am 23. Juni 1912 an einem Standort, wo die Blütenperiode in die Mitte Mai fiel) waren die Kelch- und Kronenblätter beinahe fertiggebildet. Von den Staub- und Fruchtblättern waren nur die ersten Anlagen sichtbar. Ihre Entwicklung schreitet rasch fort. Wie gewöhnlich vollzieht sich die innere Differenzierung im Andröceum etwas schneller als im Gynöceum. Es vergehen z. B. einige Tage zwischen

[1] Bei meinen Studien über die Embryologie von *Empetrum* bin ich mehrmals auf ungewöhnlich grosse Schwierigkeiten gestossen. Aus verschiedenen Gründen habe ich mich hauptsächlich mit solchem Untersuchungsmaterial begnügen müssen, das ich auf Reisen, die zu anderen Zwecken vorgenommen wurden, in den verschiedensten Teilen von Schweden einsammeln konnte. Da fast alle Blüten in einer gewissen Gegend sich auf etwa derselben Entwicklungsstufe befinden, muss man, um alle Stadien zu bekommen, sehr zahlreiche Fixierungen bewerkstelligen. Obgleich ich etwa 70 Kollektionen, die in den verschiedensten Jahreszeiten eingesammelt wurden, untersucht habe, ist es mir nicht möglich gewesen, meine Studien auf alle Einzelheiten, wie ich es wünschte, auszudehnen. Es ist auch sehr schwierig gewesen, gut gelungene Fixierungen zu erhalten. Vor und gleich nach der Befruchtung hindert die dicke und stark gerbstoffhaltige Fruchtwand ein schnelles Eindringen des Fixierungsmittels. Wegen der Kleinheit der Samenanlagen ist es in diesem Zeitpunkt kaum möglich, denselben freizupräparieren. Von den geprüften Fixierungsmitteln, Zinkchlorid-50 %-Alkohol-Eisessig, Chrom-Osmium-Eisessig, Chrom-Platina-Eisessig und Alkohol-Eisessig (3 : 1), gab das letzte die besten Resultate. Die sehr bald nach der Befruchtung gebildeten Fruchtsteine machen nachher ein Freipräparieren der Samenanlagen unbedingt notwendig. Wenn dies geschehen ist, werden die Samenanlagen durch Chrom-Platina-Eisessig gut fixiert, den ich für diese Stadien fast ausschliesslich angewandt habe. Die geringe Fertilität der Pflanze bedeutet noch einen Übelstand. Die Entwicklung vielleicht der meisten Blüten hört mit der Anthese auf. Ich habe diese Umstände anführen wollen, besonders um einige Lücken in der folgenden Beschreibung zu erklären, aber auch um die praktischen Schwierigkeiten hervorzuheben, mit denen eine Klarstellung der Embryologie gewisser Pflanzen vereinigt sein kann.

[2] Die unten mitgeteilten phenologischen Daten fussen auf Untersuchungen im südlichen und mittleren Dalarne, wo ich mein meistes Material eingesammelt habe.

der Tetradenteilung in den Antheren und derjenigen in den Samenanlagen. Die Ausbildung der verschiedenen Teile verläuft am schnellsten in den eingeschlechtlichen Blüten.

Schon Ende Juni (28. Juni 1911) habe ich die Staubblätter mit abgesetzten Antheren gefunden. Die Archespore waren deutlich ausgebildet. Am 23. Juli 1911 sah ich Pollenmutterzellen, deren Kerne sich im Synapsisstadium befanden. Die umliegenden Tapetenzellen werden bald mehrkernig. Am 28. Juli 1911 hatte in den Antheren einiger Blüten die Tetradenteilung schon stattgefunden. Die Pollen-

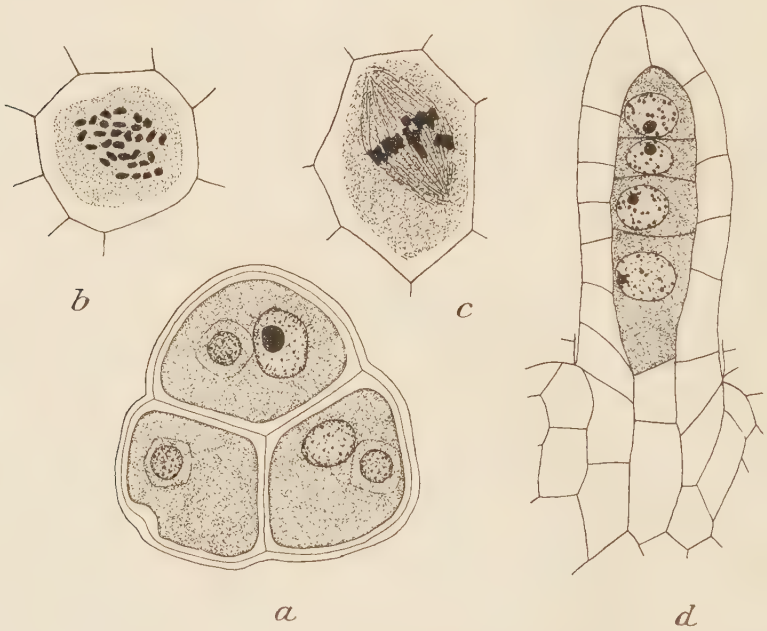

Fig. 10. *Empetrum nigrum*. *a*, Reife Pollentetrade ($^{1}_{1}\,^{4}_{2}\,^{2}_{5}$); *b*, Heterotypische Spindel in einer Pollenmutterzelle ($^{1}_{1}\,^{4}_{2}\,^{2}_{5}$); *c*, Heterotypische Spindel der Embryosackmutterzelle ($^{1}_{1}\,^{4}_{2}\,^{2}_{5}$); *d*, Tetrade in einer Samenanlage ($^{8}_{1}\,^{0}_{0}$).

körner aller *Empetraceen* bleiben bekanntlich in Tetraden vereinigt. Ihre äussere Skulptur habe ich bei *Empetrum* in den ersten Tagen des August fertiggebildet gefunden. In ihrem Innern vollzieht sich vor deren völliger Reifung eine Kernteilung. Zweikernige Pollenkörner habe ich erst im Frühling gesehen (Fig. 10 *a*). Solms-Laubach (*132*, S. 173, Taf. III, Fig. 19) hat die Struktur der Pollenkörner eingehend beschrieben und abgebildet. Er fand, wie bereits oben erwähnt wurde, eine völlige Übereinstimmung zwischen den Pollentetraden von *Empetrum* und *Corema Conradi* einerseits

und denjenigen der *Ericaceen* andererseits. Die sechs spaltförmigen Austrittstellen für die Pollenschläuche kommen auch bei jenen vor. Bei der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzellen einer Anthere habe ich etwa 30 sehr kleine Chromosomen gezählt (Fig. 10 *b*). Diese Zahl beträgt etwa das Vierfache der bei der Teilung der Embryosackmutterzelle gefundenen Chromosomenzahl (7 oder wahrscheinlicher 8, Fig. 10 *c*). Dieser Widerspruch kann natürlich erst durch eingehende Studien über die heterotypische Prophase und die Mechanik der vegetativen Teilungen aufgeklärt werden. Ich will ausserdem nur die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen von etwa 30 in Paaren angeordneten Chromatinklümpchen in den haploiden Kernen der Makrospore (Fig. 10 *d*) lenken, was zu einer Erklärung vielleicht beitragen kann.

Der Bau der Antherenwand von *Empetrum* ist von erheblichem Interesse. In keiner von ihren Zellschichten sind die Wände verdickt. Ein Endothecium kommt nicht vor, obgleich die Antheren durch zwei Längsspalten geöffnet werden. Das Öffnen wird in irgend einer Weise von der Epidermis bewirkt. Ihre Wände zeigen aber keine bemerkenswertere Ausbildung. Fig. 11 zeigt eine quergeschnittene Antherenhälfte. In der Nähe des Stomiums und an der Innenseite haben einige Zellen zu schrumpfen begonnen. Auch bei *Corema album* konnte ich kein Endothecium entdecken.

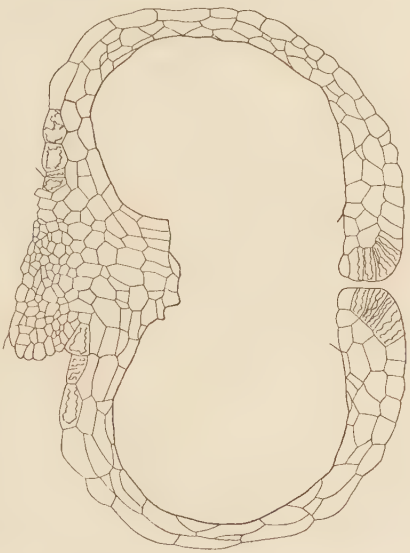

Fig. 11. *Empetrum nigrum.* Antherenhälfte ($\frac{1}{1}\frac{1}{1}^{0}$).

Wie bereits erwähnt, habe ich die erste Anlage des Gynöceums von *Empetrum* um Mittsommer gesehen (am 23. Juni 1912). Sie erhebt sich wie ein niedriger massiver Zylinder in der Mitte der Blüte. Bald bleiben gewisse Partieen in der Entwicklung zurück, wodurch einige seichte Taschen gebildet werden (Fig. 12 *a*). Sie bedeuten die ersten Anlagen der Fruchtfächer und sind demnach von derselben Anzahl wie diese (6—9). Wenigstens in rein weiblichen Blüten habe ich bereits am 8. Juli (1911) alle Teile des Gynöceums angelegt gesehen. Auch die Entwicklung der Samen-

anlagen war so weit fortgeschritten, dass die Ausbildung des Integuments und des Archespors begonnen hatte (Fig. 12 *b*). Das Aussehen und die Entwicklung des Fruchtknotens dürften aus den Fig. 12 *a*—*c* hervorgehen. Der Blütendiscus ist schon auf dem in der Fig. 12 *b* wiedergegebenen Stadium sichtbar. Die spätere Entwicklung der Samenanlagen verläuft so schnell, dass man schon Anfang August achtkernige Embryosäcke antrifft.

Die Blüte überwintert demnach mit allen ihren Teilen fertiggebildet. Im Frühling besteht die Entwicklung vor der Befruchtung hauptsächlich nur in einer Vergrösserung der vorhandenen Zellen,

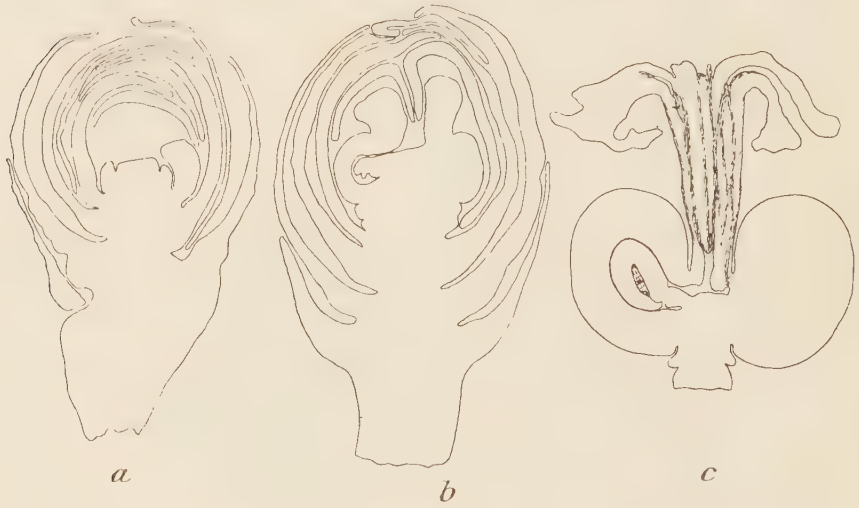

Fig. 12. *Empetrum nigrum*. *a*, Junge Knospe einer hermaphroditen Blüte ($\frac{3,7}{1}$); *b*, Weibliche Blütenknospe ($\frac{3,7}{1}$); *c*, Gynöceum einer Blüte während der Anthese ($\frac{2,0}{1}$).

was die frühe Anthese ermöglicht. Nach dieser degenerieren zahlreiche Fruchtknoten. Ob dies mit einer ausgebliebenen Befruchtung zusammenhängt, oder ob auch andere Umstände mitwirken, lässt sich nicht leicht entscheiden. Es scheint mir auffällig, dass bei einer anemophilen Pflanze in den nicht absterbenden Fruchtknoten fast alle Samenanlagen sich weiter entwickeln. Ein einziges zusammengesetztes Pollenkorn kann ja höchstens vier Samenanlagen befruchten.

Nach der Befruchtung beginnt bald die Entwicklung der Fruchtsteine. Die etwa sechs innersten Schichten des Fruchtknotens werden sklerifiziert. Die äusseren bilden das Fruchtfleisch. Die Frucht-

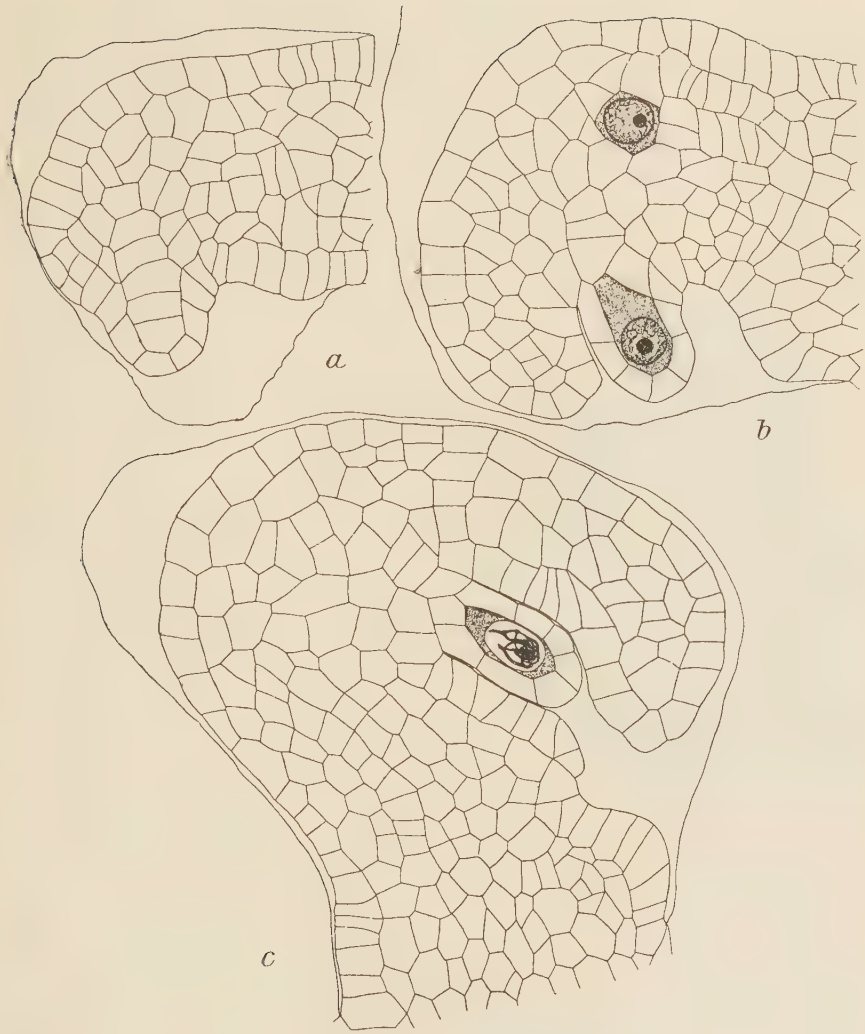

Fig. 13. *Empetrum nigrum.* Entwicklung der Samenanlage ($\frac{530}{1}$).

reife fällt im mittleren Schweden in die erste Hälfte des Juli, d. h. etwa zwei Monate nach der Blütenperiode.

3. *Entwicklung der Samenanlage bis zur Befruchtung.*

In jedem Fruchtfach von *Empetrum* entsteht nur eine Samenknospe. Der kleine Höcker, der ihre erste Anlage ausmacht, stösst bald auf die Wand des Fruchtknotens. Die Spitze wird dann nach

unten umgebogen. Wenn der Nuzellus eine mit der Blütenachse parallele Lage erreicht hat, beginnt die Ausbildung des einzigen Integuments (Fig. 13 *a*). Es hat seinen Ursprung in zwei Reihen von Epidermiszellen. Zuerst ist es nur an der Aussenseite der Samenanlage entwickelt. Bald übergipfelt es die Nuzellusspitze. Die Mikropyle ist schon zur Zeit der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle so eng, dass man nur an gut gelungenen Schnitten ihrem Verlauf folgen kann. Die Samenanlage füllt jetzt das ganze Fruchtfach aus.

Fig. 14. *Empetrum nigrum.* Schnitt durch die Hälfte eines Fruchtknotens. In der Samenanlage befruchtungsreifer Embryosack ($\frac{9,0}{1}$). — Photo. O. Juel.

Die in der Nuzellusspitze gelegene subepidermale Zelle wird bald als Embryosackmutterzelle ausgebildet (Fig. 13 *b*). Ihr Kern ist in die heterotypische Prophase eingetreten und ist grösser als diejenigen der umliegenden Zellen. Bisweilen ist der Grössenunterschied nur klein, was namentlich zutrifft, wenn eine axile Reihe von 3—4 Zellen im Nuzellus vorkommt (vgl. Fig. 13 *a*). In der Chalazaregion einiger junger Samenanlagen habe ich noch eine Zelle mit auffallend grossem Kern gesehen. Seine Grösse kann sogar die des fungierenden Archesporkerns übertreffen.

Gleich nach dem »Verschliessen» der Mikropyle teilt sich der Kern der Embryosackmutterzelle. Die haploide Chromosomenzahl beträgt hier (7 oder) 8 (vgl. oben und Fig. 10 *c*). Die hinterste der vier Tetradenzellen entwickelt sich in der normalen Weise zum achtkernigen Embryosack. Die übrigen Tetradenzellen und die umliegenden Nuzelluszellen werden ganz verdrängt. Die Polkerne verschmelzen bald nach ihrer Bildung. Der Embryosack ist jetzt (August) fast befruchtungsreif, d. h. neun Monate vor dem Zeitpunkt, wo die Befruchtung im mittleren Schweden stattfindet.

Das Aussehen der befruchtungsreifen Samenanlage geht aus der Fig. 14 hervor. Sie ist apotrop mit nach unten gerichteter Mikropyle. Der Funiculus zeigt eine obturatorähnliche Anschwellung, an welche die Mikropylmündung oft eng angeschmiegt liegt. Das

Integument und die Raphe sind kräftig entwickelt. Nur in der Nähe der Antipoden sind kleine Nuzellusreste zu sehen. Im übrigen grenzt der Embryosack direkt an die innerste Schicht des Integuments, die als ein Tapetum ausgebildet ist. In der Nähe des Eiapparates ist der Embryosack etwas erweitert. Die Antipoden sind klein und verschwinden bald, bisweilen sogar vor der Befruchtung.

Befruchtungsstadien habe ich nur wenige gesehen. Wahrscheinlich liegt Porogamie vor. Das Eintreten der Spermakerne in den Embryosack habe ich nicht verfolgen können. In Zusammenhang damit werden aber die Synergiden zerstört. Ich konnte in am 5. Mai 1910 eingesammeltem Material (in der Nähe von Upsala) das Stattfinden sogen. Doppelbefruchtung feststellen (Fig. 15 *a*).

4. *Endospermbildung und Bau des reifenden Samens.*

Die erste sichtbare Folge der Befruchtung von *Empetrum* ist die Teilung des primären Endospermkerns. Der Embryosack wird durch eine Querwand in zwei Endospermzellen zerlegt (Fig. 15 *b*). Die folgenden Kernteilungen werden auch unmittelbar von Zellteilungen begleitet. Die zwei ersten Endospermzellen werden desgleichen quergeteilt. Vier hinter einander liegende Zellen werden gebildet (Fig. 15 *c*). Der Embryosack ist bis jetzt nur in die Länge gewachsen. Seine vordere Erweiterung hat sich noch nicht wesentlich vergrössert. Das Embryo ist noch einzellig. Jetzt entstehen im Endosperm auch Längswände. Vier ziemlich regelmässige Zellreihen werden wenigstens in seinen zentralen Teilen zuerst gebildet. Die terminalen Endospermzellen sind beträchtlich plasmareicher als die übrigen.

Bald wächst die Erweiterung um den ehemaligen Eiapparat erheblich an. Sie ist jetzt von zwei bis mehreren Endospermzellen und dem hintersten Teil des Embryoträgers ausgefüllt. Die betreffenden Endospermzellen weichen nicht nur durch ihr stark färbbares Plasma, sondern auch durch grössere Kerne von den übrigen ab. Eine ganz ähnliche Erweiterung entsteht im chalazalen Teil des Embryosackes (Fig. 15 *d*). Diese Endospermhaustorien saugen den Inhalt der umliegenden Gewebe sehr schnell aus. Man findet daher bald die Zellen in den beiden Enden der Samenanlagen ohne Inhalt, bevor die Resorption der um das zentrale Endosperm liegenden Teilen sichtbar fortgeschritten ist. Fig. 15 *e* zeigt das

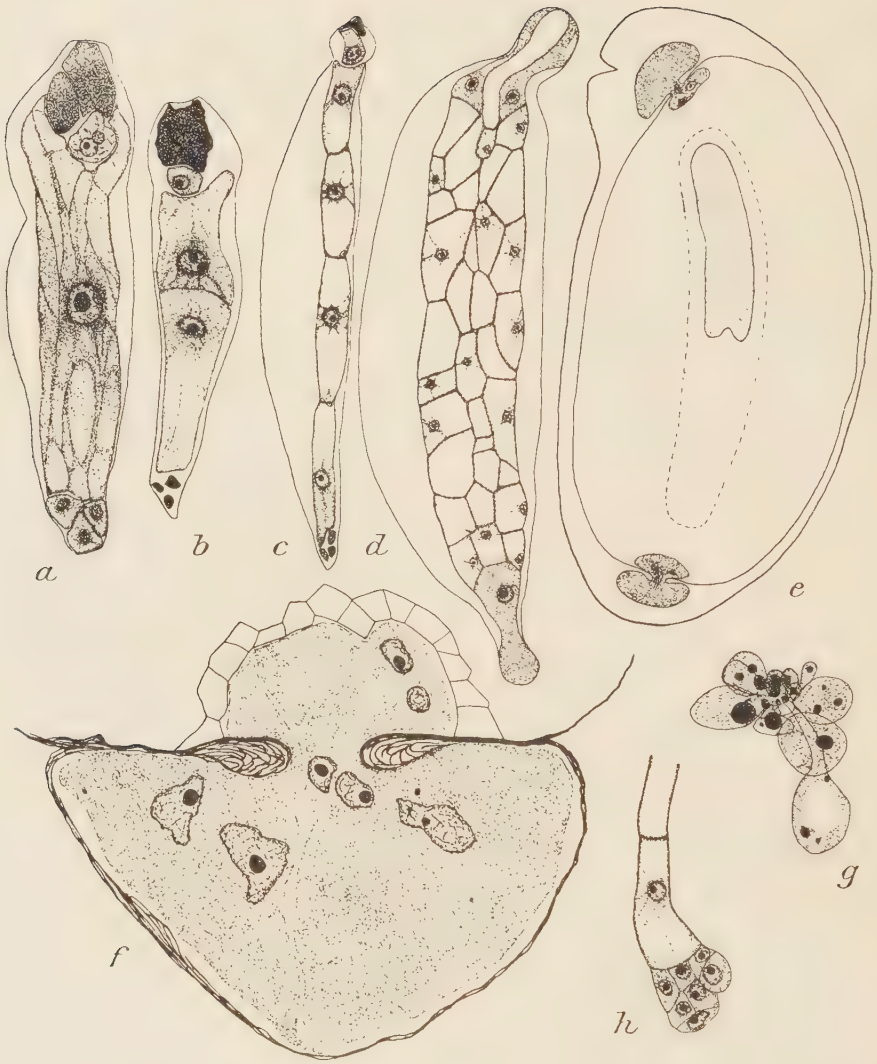

Fig. 15. *Empetrum nigrum*. *a*, Embryosack mit sogen. Doppelbefruchtung ($\frac{420}{1}$); *b*, Zweizelliges Endosperm ($\frac{285}{1}$); *c*, Vierzelliges Endosperm ($\frac{175}{1}$); *d*, Anlegung der Endospermhaustorien ($\frac{150}{1}$); *e*, Fast reifer Samen mit Haustorien ($\frac{50}{1}$); *f*, Mikropylhaustorium mit noch erhaltenen Zellgrenzen ($\frac{300}{1}$); *g*, Amitose in einem Haustorium ($\frac{710}{1}$); *h*, Spaltung einer Embryoanlage ($\frac{300}{1}$).

Aussehen der Haustorien in halbreifen Samen. Sie sind anfangs mehrzellig. Später verschwinden aber die Zellbegrenzungen grösstenteils. In den Teilen der die Haustorien konstituierenden Endospermzellen, welche wenigstens nach ihrer Lage zum zentralen En-

dosperm gehören, kann man bisweilen in fast reifen Samen die Zellgrenzen noch sehen. Die völlig entwickelten Haustorien sind somit mehrkernig. Ihre Kerne teilen sich auch, wahrscheinlich amitotisch. Man findet grosse hypertrophierte Kerne mit kleinen (bisweilen in erheblicher Menge) zusammen (Fig. 15 *f* u. 16). Allerlei Zwischenformen kommen auch vor. In einigen Fällen habe ich einen Knäuel von mehr als zehn Kernen aller Grössen gesehen, welche offenbar durch das Zerfallen eines Riesenkerns entstanden waren (Fig. 15 *g*).

Die Embryokugel wird von einem langen Suspensor getragen. Gleichzeitig mit dem Wachsen des Embryo und des zentralen Endosperms nimmt der Reichtum an Plasma der Haustorien ab. Va-

Fig. 16. *Empetrum nigrum.* Mikropylhaustorium eines fast reifen Samens ($\frac{215}{1}$).

kuolen beginnen aufzutreten. Gewisse Plasmapartieen werden in Zellulosebalken umgewandelt (Fig. 16). Diese entwickeln sich am stärksten im Mikropylhaustorium. Die Kanäle, die die Haustorien mit dem zentralen Endosperm verbinden, werden früher oder später von aus dem Plasma differenzierten Pfröpfen verschlossen. In reifen Samen sieht man noch deutliche Reste der Haustorien. Das chalazale Haustorium ist in höherem Grade als das mikropylare verdrängt.

Die Endospermzellen werden allmählich von Proteinkörnern und fettem Öl vollgepfropft. Nur die Zellen, welche dem Embryo am nächsten liegen, und diejenigen, welche an die Haustorien grenzen, sind inhaltärmer. Dieselben Nährstoffe kommen auch im Embryo vor.

Über die übrige Entwicklung der Samenanlage ist nur wenig zu berichten. Das Endosperm verdrängt allmählich alle ausserhalb desselben liegenden Gewebe mit Ausnahme der Epidermis, die die

einschichtige Samenschale ausbildet. Ihre Zellwände sind nur schwach verdickt. Sie ist ja auch fast ohne Bedeutung. In der Nähe der ehemaligen Mikropylmündung werden die Wände einiger Zellen ziemlich früh verholzt.

Die Entwicklung des Embryo bietet keine abweichenden Erscheinungen dar. Im reifen Samen ist das Embryo nur unbedeutend kürzer als das Endosperm. Die Wurzelspitze kann durch ein für Plerom, Periblem und Wurzelhaube gemeinsames Meristem wachsen. In anderen Fällen war es aber deutlich, dass das Plerom ein eigenes Meristem besass. In einigen reifen Samen habe ich 2 oder 3 Embryonen gefunden. Fig. 15 *h* zeigt, wie eine solche Polyembryonie durch Spaltung der Embryokugel entstehen kann.

Von *Empetrum rubrum* konnte ich nur reife in Alkohol aufbewahrte Früchte untersuchen. Die Samen zeigten denselben Bau wie bei *E. nigrum*. Reste der Haustorien waren deutlich. Von den übrigen *Empetraceen* standen mir nur Herbarexemplare zur Verfügung. Ich habe aber einige Blüten und Samen von *Corema album* und *Ceratiola ericoides* aufgeweicht. Die Samenanlagen haben einen mit denjenigen von *Empetrum* ganz übereinstimmenden Bau. Sie sind tenuinuzellat, unitegmisch und werden von einem angeschwollenen Funiculus getragen. Der Embryosack ist von einem Tapetum umgeben. Auch die Entwicklung nach der Befruchtung scheint dieselbe zu sein. Wenigstens kommen in den Enden der Samen beider Gattungen Haustorien von demselben Typus wie bei *Empetrum* vor. Die Samenschale ist auch einschichtig.

5. *Die Einreihung der Empetraceen in die Bicornes-Reihe.*

Was lehrt uns denn die Entwicklungsgeschichte der Blüte über die systematische Stellung der *Empetraceen*? Gehören sie zu einer der choripetalen Reihen *Geraniales* und *Sapindales* oder zu den *Bicornes*? Es gibt meiner Ansicht nach unter den oben beschriebenen Tatsachen einige, die zur Beantwortung dieser Fragen kräftig beitragen können. Der aufmerksame Leser hat kaum unterlassen können, einige Schlüsse zu ziehen.

Wir wollen zuerst auf den Antherenbau aufmerksam machen. In der Wand fehlt bei *Empetrum* und *Corema* ein Endothecium, obgleich die Antheren sich durch Längsspalten öffnen. Ein solches Verhalten ist unter den *Geraniales-Sapindales* nur bei den betreffs ihrer Stellung unsicheren *Tremandraceen* (*23*, S. 1281) angetroffen

worden. Bei den *Buxaceen* [*Pachysandra* (22, Pl. XXX, Fig. 9) und *Buxus sempervirens* (nach eigener Beobachtung)] kommt ein normales Endothecium vor. Dagegen ist, wie wir oben sahen, das Fehlen einer fibrösen Schicht für fast alle *Bicornes*-Typen charakteristisch. Am nächsten kommen in dieser Hinsicht die *Empetraceen* den Gattungen *Loiseleuria* und *Leiophyllum*, deren Antheren in derselben Weise geöffnet werden. Es wurde oben hervorgehoben, dass man gute Gründe hat, solche Typen von Formen, deren Antheren durch apicale Poren geöffnet werden, abzuleiten.

Auch der Ausbildung des Pollens muss eine gewisse Bedeutung zugeschrieben werden. Tetradenpollen kommt freilich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vor, ist indessen ziemlich selten. Dieser Typus ist aber bis jetzt bei keiner anderen zu den *Geraniales* oder *Sapindales* gerechneten Familie gefunden worden [vgl. Parmentier (*110*), der Vertreter von zwölf hierhergehörigen Familien, u. a. *Euphorbiaceen*, untersuchte]. Auch bei *Buxus* fand ich freie Pollenkörner. Bei den *Bicornes*-Typen dagegen sind zusammengesetzte Pollenkörner sehr verbreitet und charakteristisch (vgl. oben). Auch im feineren Bau stimmen diese, wie bereits Solms-Laubach hervorhob, mit denjenigen der *Empetraceen* überein.

Wir wenden jetzt unsre Aufmerksamkeit dem Bau und der Entwicklung der Samenanlagen zu. Bekanntlich besteht der einzige durchgängige Unterschied zwischen den Engler'schen Reihen *Geraniales* und *Sapindales* in der Orientierung der Samenanlagen, epitrop bezw. apotrop. Andere Systematiker wollen dieser Verschiedenheit keine so entscheidende Bedeutung zuschreiben und gruppieren daher die betreffenden Familien in anderer Weise. Es scheint mir demnach am zuverlässigsten, diese beiden Reihen mit in Erwägung zu ziehen.

Engler (z. B. *40*) rechnet zu den *Geraniales* und *Sapindales* 40 Familien, von denen 20 bitegmische crassinuzellate und 13 bitegmische tenuinuzellate Samenanlagen besitzen. Die der übrigen 7 Familien, *Empetraceae*, *Aquifoliaceae*, *Cyrillaceae*, *Icacinaceae*, *Limnanthaceae*, *Stackhousiaceae* und *Callitrichaceae*, sind unitegmisch (*144*; *145*; *10*, S. 274). Alle diese, ausser den *Callitrichaceen*, werden von Engler zu den *Sapindales* gerechnet. Da die Verwandtschaftsverhältnisse bei gewissen dieser Familien, besonders den *Cyrillaceen* und den *Callitrichaceen*, sehr unsicher sind, ist die Übereinstimmung der *Empetraceen* mit diesen in dieser Hinsicht von untergeordnetem Interesse. Die meisten Systematiker stimmen aber

darin überein, dass die übrigen vier Familien zu diesem Teil des Systems gehören. Die Samenanlagen der *Aquifoliaceen* und *Icacinaceen* sind hängend apotrop und tenuinuzellat. Bei den *Stackhousiaceen* sind sie wie bei den *Empetraceen* aufsteigend, aber weichen u. a. durch das Vorkommen eines wohl entwickelten Leitbündels in der Raphe und persistierende Nuzellusteile ab (*10*, S. 275 u. 276, Fig. 29). Nur die Samenanlagen der *Limnanthaceen* scheinen so wohl im Bau als in der Orientierung mit denjenigen der *Empetraceen* in allen wesentlichen Hinsichten übereinzustimmen.

Fig. 17. *Buxus sempervirens.* Befruchtungsreife Samenanlage ($\frac{45}{1}$). — Photo. O. Juel.

In der geschichtlichen Übersicht wurde erwähnt, dass die meisten Systematiker die *Empetraceen* in die Nähe der *Buxaceen* stellen. Pax (*111*, S. 125) hebt u. a. den übereinstimmenden Bau der Samenanlagen hervor. Um diese angebliche Übereinstimmung zu prüfen, habe ich auch *Buxus sempervirens* untersucht. Die bisherigen Untersuchungen [Jönsson (*82*), van Tieghem (*143*)] sind sehr unvollständig.[1] Jedes Fruchtfach von *Buxus* enthält zwei hängende apotrope bitegmische Samenanlagen. Ihr Nuzellus ist ausserordentlich stark entwickelt. Der Embryosack nimmt nur einen kleinen Teil des Nuzellus ein und ist nicht von einem Tapetum umgeben. In der Tat sind die Samenanlagen von *Empetrum* und *Buxus* so verschieden wie nur möglich gebaut. Man vergleiche die beigefügten Mikrophotographieen (Fig. 14 u. 17). Der Grössenunterschied ist auch auffallend. Die Entwicklung des Embryosackes von *Buxus*, die von Jönsson (*82*, S. 50) in der Hauptsache richtig beschrieben wurde, zeigt keine wesentlichen Abweichungen von derjenigen von *Empetrum*.

Aus den obigen Betrachtungen geht hervor, dass die Samenanlagen der *Empetraceen* von denjenigen der meisten *Geraniales-Sapindales*-Vertreter abweichen. Betreffs der Entwicklung vor der Befrucht-

[1] Da diese Pflanze im mittleren Schweden nur selten blüht und noch seltener fruktifiziert, hat mir nur ein geringes Untersuchungsmaterial zur Verfügung gestanden.

ung kann man jedoch nicht auf für diese Reihen ganz fremde Tatsachen hinweisen.

Betrachten wir aber die sicheren *Bicornes*-Familien, finden wir, dass die Verhältnisse ganz anders liegen. Die Samenanlagen dieser Typen und die der *Empetraceen* sind völlig übereinstimmend gebaut. Auch die Entwicklungsgeschichte vor der Befruchtung ist in allen wesentlichen Punkten dieselbe, was aus den obigen Beschreibungen ohne weiteres hervorgehen dürfte.

Von den nach der Befruchtung stattfindenden Veränderungen der Samenanlagen wollen wir zuerst die Entwicklung der Samenschale kurz betrachten. Bei den *Empetraceen* ist sie einschichtig und entsteht aus der Epidermis der Samenknospe. Bei allen anderen untersuchten *Geraniales-Sapindales*-Typen entsteht sie aus mehreren Schichten der Integumente. Übrigens ist die Ausbildung sehr wechselnd (vgl. z. B. *4*; *53*). Auch bei *Buxus* ist sie mehrschichtig. Die äusserste Schicht besteht aus schmalen palisadenähnlich angeordneten Zellen mit stark verdickten Wänden. Darunter liegen zwei bis drei Schichten von ziemlich isodiametrischen Zellen, die auch zum äusseren Integument gehören (*143*, S. 314). Ich habe ausserdem gefunden, dass *Callitriche* auch in dieser Hinsicht von den anderen Familien abweicht. Das Endosperm von *C. verna* L. ist nur von völlig zusammengedrückten Zellenresten umgeben. Alle untersuchten *Bicornes*-Vertreter stimmen mit den *Empetraceen* darin überein, dass nur die Epidermis die Samenschale bildet (vgl. oben).

Das Endosperm von *Empetrum* wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Dieser Typus ist bis jetzt unter den anderen von Engler zu den *Geraniales-* und *Sapindales*-Reihen gerechneten Familien nur bei *Buxus* und *Callitriche* angetroffen worden (vgl. oben). In der Tat liegt die einzige Übereinstimmung in dem Bau und der ganzen Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen von *Buxus* und *Empetrum*, die ich habe finden können, in den ersten Endospermstadien. Es werden nämlich zuerst vier hinter einander liegende Zellen gebildet. Hier hört aber die Ähnlichkeit auf. Bei *Buxus* habe ich keine Spuren von Endospermhaustorien entdecken können. Jene einzige Übereinstimmung kann aber durchaus nicht die viel grösseren Verschiedenheiten überwiegen. Übrigens mag daran erinnert werden, dass manche Systematiker die Stellung der *Buxaceen* als sehr unsicher betrachten oder ihnen eine ganz andere Stellung zuteilen. Was ferner die *Callitrichaceen* betreffen, ist ihre angenommene Verwandtschaft mit den *Euphorbiaceen* so unsicher oder sogar so un-

wahrscheinlich und die Unterschiede den *Empetraceen* gegenüber so gross, dass man auf weitere Ausführungen verzichten kann. Über die Embryologie von *Callitriche* werde ich anderswo ausführlicher berichten.

Alle anderen untersuchten *Geraniales-Sapindales*-Vertreter bilden das Endosperm durch sogen. freie Zellbildung. Dieser Typus ist wenigstens bei 16 verschiedenen Familien und 24 Gattungen wahrgenommen worden. Die folgenden Fälle sind mir bekannt.

Geraniales.

Geraniaceae: Erodium 2[1] (*55*, S. 308; *10*, S. 273); *Geranium* 5 [*55*, S. 308; *10*, S. 269; Verf. (*G. silvaticum*)]; *Pelargonium* 1 (*55*, S. 308).

Oxalidaceae: Oxalis 4 [*134*, S. 358; *10*, S. 267; *60*, Pl. XVIII, Fig. 13; Verf. (*O. acetosella*)].

Tropaeolaceae: Tropaeolum 2 (*61*, S. 176; *93*, S. 13; *32*, S. 227).

Linaceae: Linum 7 (*67*, S. 56; *64*, S. 258, 262 u. 263; *55*, S. 102; *10*, S. 257—264).

Zygophyllaceae: Tribulus terrestris (Verf.).

Rutaceae: Citrus 2 (*122*, S. 215; *138*, S. 657; *108*, S. 93); *Dictamnus* 1 (*134*, S. 360; *140*, S. 522).

Polygalaceae: Epirrhizanthes 1 (*158*, S. 415); *Polygala* 1 (*70*, S. 89; Verf.).

Euphorbiaceae: Caelebogyne 1 (*138*, S. 662); *Euphorbia* 4 (*134*, S. 358 u. 360; *62*, S. 40 u. 85; *65*, S. 490; *101*, S. 23); *Mercurialis* 1 (*142*, Taf. 4, Fig. 23 u. 28).

Sapindales.

Limnanthaceae: (*55*, S. 307).

Celastraceae: Evonymus 1 (*70*, S. 97; *138*, S. 659; *134*, S. 360).

Staphyleaceae: Staphylea 2 (*139*, S. 21, 27 u. 203; *134*, S. 358 u. 360; *53*, S. 358; *115*, S. 321).

Aceraceae: Acer 1 (*53*, S. 351).

Hippocastanaceae: Aesculus 1 (*53*, S. 362).

Sapindaceae: Cardiospermum 1 (*53*, S. 338); *Didierea* 1 (*113*, Pl. I, Fig. 3 u. 5); *Xanthoceras* 1 (*53*, S. 347).

Melianthaceae: Melianthus 1 (*53*, S. 356).

---

[1] Diese Ziffern bezeichnen die Anzahl von Arten, wo das Vorkommen dieses Endospermtypus sicher festgestellt ist.

Balsaminaceae: Impatiens 2 (*55*, S. 99; *94*, Tav. IX, Fig. 7).

Diese Liste dürfte den Schluss berechtigen, dass der betreffende Endospermtypus für diese Reihe charakteristisch ist. Unter den hierhergehörigen Typen sind wahre Endospermhaustorien nur bei *Impatiens*-Arten angetroffen worden. Billings (*10*, S. 257) hat freilich auch dem unteren zu obliterierenden Teil des Embryosackes von *Linum*-Arten eine haustoriale Funktion zugeschrieben. In diesem Falle von einem Haustorium zu sprechen, ist aber meiner Ansicht nach nicht in höherem Grade als bei mehreren anderen Pflanzen berechtigt, wo der Embryosack nach der Befruchtung gegen die Chalaza zu wächst. Bei den von Longo (*94*) untersuchten *Impatiens*-Arten wächst so wohl im mikropylaren als im chalazalen Ende des Embryosackes eine Endospermzelle zum Haustorium an, nachdem zahlreiche freie Kerne im Wandplasma entstanden sind. Diese Haustorien weichen demnach von denjenigen von *Empetrum*, besonders entwicklungsgeschichtlich, sehr beträchtlich ab. Das Vorkommen unter den Choripetalen von Endospermhaustorien derselben morphologischen Natur wie diejenigen von *Empetrum* wurde bereits oben besprochen. Kein einziger dieser Fälle stimmt mit den Haustorien von *Empetrum* entwicklungsgeschichtlich völlig überein.

Schon aus den obigen Übersichten über das Vorkommen von durch sukzessive Zellteilung gebildetem Endosperm und über die Orientierung seiner ersten Wände und aus den sich hieran anschliessenden Angaben über die Endospermhaustorien ging hervor, dass alle bis jetzt hinreichend untersuchten unbestrittenen *Bicornes*-Typen und *Empetrum* betreffs der ersten Endospermstadien im Wesentlichen übereinstimmen. Nachdem wir jetzt auch die Endospermbildung von *Empetrum* eingehend beschrieben haben, ergibt sich, dass diese Übereinstimmung sich bis in die kleinsten Einzelheiten erstreckt. *Empetrum* gleicht in dieser Hinsicht z. B. der *Arctostaphylos* oder dem *Vaccinium* so vollständig wie nur möglich. Das Vorkommen der Haustorien wurde auch bei den zwei anderen *Empetraceen*-Gattungen *Ceratiola* und *Corema* oben nachgewiesen. Wir sahen auch, dass man der Entwicklungsgeschichte des Endosperms eine grosse systematische Bedeutung zuschreiben muss. Ein völlig übereinstimmender Entwicklungsgang ist bis jetzt bei keiner einzigen Pflanze, die zu einem anderen Verwandtschaftskreise gehört, wahrgenommen worden.

Der Bau der Antherenwände und des Pollens und die gesamte

Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen, besonders aber die Endospermbildung, machen somit eine Einreihung der *Empetraceen* in die *Geraniales-* oder *Sapindales*-Reihen fast unmöglich. Sie enthalten Merkmale, die allen anderen zu diesen Reihen gerechneten Familien ganz fremd sind. Wie wir gesehen haben, sind dieselben Merkmale für die *Bicornes*-Familien mehr oder weniger charakteristisch und sind in hohem Grade geeignet, die Ansicht derjenigen Systematiker zu stützen, die die *Empetraceen* der *Bicornes*-Reihe zuzählen.

Gibt es aber Merkmale der *Empetraceen*, die sich mit einer derartigen Stellung nicht vereinigen lassen? Dass dem vegetativen System keine zukommen, ist ohne weiteres deutlich. Betreffs der Blütenmorphologie wäre es vielleicht hinreichend, darauf hinzuweisen, dass so hervorragende Forscher wie Agardh, Gray, Solms-Laubach und Baillon der Ansicht waren, dass die *Empetraceen* wahrscheinlich ihre nächsten Verwandten unter den *Ericaceen* haben. Die Abweichungen vom *Bicornes*-Typus besteht hauptsächlich in der Dioecie oder Polygamie und in den 2—3-zähligen Blüten der *Empetraceen*. Betrachten wir aber diese und einige andere Abweichungen etwas näher, so werden wir sehen, dass völlig entsprechende Unterschiede auch bei den unbestrittenen *Bicornes*-Familien vorkommen.

Freiblättriger Kelch und allmählicher Übergang zwischen demselben und den Vorblättern sind wie für die *Empetraceen* auch für die *Epacridaceen* charakteristisch. Freiblättrige Krone kommt bei zahlreichen *Bicornes*-Typen vor. Ein einfacher Staubblattwirtel kommt z. B. der Gattung *Loiseleuria* und den meisten *Epacridaceen* zu. 2—3-fächerige Fruchtknoten besitzen z. B. gewisse *Salaxideen*, *Leiophyllum*, *Loiseleuria* (*Ericaceen*), *Needhamia*, *Oligarrhena* (*Epacridaceen*), *Clethra* u. a. Andere Zahlen kommen ausser den typischen auch vor, z. B. 6—7 Fächer bei *Bejaria*, 8 bei einigen *Erica*-Arten, 5—20 bei *Rhododendron*, 10 bei *Rigiolepis*, *Gaylussacia* und gewissen *Vaccinium*-Arten (bei den drei letzten falsche Scheidewände) (alle sind *Ericaceen*). Auch die *Epacridaceen* wechseln in dieser Hinsicht beträchtlich, z. B. typisch 10 bei *Trochocarpa*. Einige dieser Fälle sind sehr interessant, da sie Beispiele für ein pleiomäres Gynöceum darstellen. Ein solches kommt bekanntlich auch dem *Empetrum* zu. Wenn wir ausserdem erwähnen, dass sowohl unter den *Ericaceen* (*Salaxideen*) wie unter den *Epacridaceen* Typen mit einfächerigem Gynöceum vorkommen, sieht man, dass unter den *Bicornes* der grösste Wechsel vorliegt.

Mehr oder weniger tief geteilte Griffel haben die *Empetraceen* z. B. mit *Clethra* und *Pyrola* gemeinsam. Die Frucht ist eine Steinbeere bei *Arctostaphylos* und den *Styphelieen*. Am interessantesten sind aber solche Typen, die die meisten Eigentümlichkeiten der *Empetraceen*-Blüten in sich vereinigen. Wir wollen hier auf zwei derartige aufmerksam machen. Die *Ericaceen*-Gattung *Tripetaleia* hat drei freie Kronenblätter und einen dreifächerigen Fruchtknoten (vgl. *Corema*). Der Bau des Andröceums schwankt, kann aber auf einen aus drei Staubblättern bestehenden Wirtel beschränkt sein. Bei der sehr nahestehenden Gattung *Elliottia* ist der vierfächerige Fruchtknoten nur viersamig. Alle Blütenkreise der *Salaxideen*-Gattung *Sympieza* sind 2-zählig. Überhaupt würde das Diagramm einer vollständigen hermaphroditen Blüte von *Ceratiola* — in ihren weiblichen Blüten stehen die Fruchtblätter vor den Kronenblättern — von dem einer *Sympieza*-Blüte nur durch das Fehlen des einen Staubblattwirtels bei der letzten abweichen (vgl. *35*, S. 23, Fig. 13 *D*). Bei beiden Gattungen sind die Fruchtfächer einsamig. Bei *Sympieza* sind der Kelch und die Krone verwachsenblättrig (vgl. *7* u. *35*).

Es gibt demnach kein einziges Merkmal im Blütenbau der *Empetraceen*, das sich nicht bei völlig sicheren *Bicornes*-Typen wiederfindet. Auch nicht die Polygamie oder die Dioecie der *Empetraceen* ist den *Bicornes* ganz fremd. Die *Ericaceen*-Gattung *Epigaea* ist nämlich funktionell dioecisch (vgl. z. B. Stevens (*135*). Vielleicht könnte man eine Verschiedenheit in den aufrechten apotropen Samenanlagen der *Empetraceen* sehen wollen. Bei allen anderen *Bicornes*-Typen mit einsamigen Fruchtfächern werden sie nämlich als hängend beschrieben. Dass diese Abweichung von untergeordneter Bedeutung in einem Verwandtschaftskreise ist, in dem heterotrope Samenanlagen vorkommen, dürfte aus den obigen Ausführungen ohne weiteres hervorgehen.

Wir haben jetzt einerseits gesehen, dass kein einziger Punkt der Blütenmorphologie die Einreihung der *Empetraceen* in die *Bicornes*-Reihe verhindert. Andererseits haben meine Untersuchungen neue Tatsachen an den Tag gebracht, die in höchstem Grade dafür sprechen, dass die *Empetraceen* ihren Platz in der *Bicornes*-Reihe haben. Von den hierhergehörigen Familien kommen sie zweifelsohne den *Ericaceen* am nächsten. Man kann sie als an die Anemophilie angepasste und dadurch stark umgewandelte Abkömmlinge des *Ericaceen*-Typus betrachten. Man könnte sich sogar fragen, ob es nicht angemessen wäre, die beiden Familien mit einander zu vereinigen.

Die Familiendiagnose brauchte zu diesem Zweck kaum erweitert zu werden. Die übrigen *Ericineen*-Familien sind indessen von den *Ericaceen* auch nicht scharf abgegrenzt. Ich finde es daher am besten, die *Empetraceen* als eine fünfte Familie den *Ericineen* anzuschliessen.

Bevor ich meine Betrachtungen über die systematische Stellung der *Empetraceen* zum Abschluss bringe, will ich noch einen Umstand anführen, auf den Herr Prof. Dr. O. Juel meine Aufmerksamkeit freundlichst gelenkt hat.

Bekanntlich kommt die Verwandtschaft gewisser systematischer Gruppen auch dadurch zum Ausdruck, dass ihre Arten als Wirtspflanzen nahe verwandter parasitischer Pilzen fungieren können. Bisweilen sind fast alle Arten einer Pilzgattung auf Wirtpflanzen beschränkt, die ihrerseits zu einer bestimmten systematischen Einheit gehören. Es gibt nun eine Pilzgattung, die für die *Bicornes*-Reihe charakteristisch ist, und zwar die *Uredineen*-Gattung *Chrysomyxa*. Von den 16 hierhergehörigen Arten kommen 13 nur auf *Ericaceen* und *Pyrolaceen* vor. Von diesen sind wenigstens drei heteroecisch. Sie wechseln zwischen *Ericineen* (*Ledum*, *Rhododendron* u. *Pyrola*) und *Abietineen*. Zwei andere Arten wachsen nur auf *Abietineen*. Die einzige übrige Art hat als Wirtspflanze *Empetrum nigrum* [*Chrysomyxa Empetri* (Pers.) Rostr.]. Wir könnten uns kaum eine bessere Bestätigung für unsre Ansicht über die Blutsverwandtschaft zwischen den *Empetraceen* und den übrigen *Ericineen*-Familien wünschen.

Unsre Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Empetraceen* haben uns demnach zu den folgenden Schlüssen geführt. Eine Verwandtschaft zwischen dieser Familie und den *Geraniales*- oder *Sapindales*-Reihen anzunehmen scheint kaum möglich. Dagegen sprechen sehr gute Gründe für eine Einreihung der Familie unter die *Ericineen* in der *Bicornes*-Reihe. Ich glaube in der Tat so schwerwiegende Gründe für diese Ansicht angeführt zu haben, dass ich bezweifle, dass es jemals möglich werden wird, den *Empetraceen* eine natürlichere Stellung anzuweisen.

LITTERATURVERZEICHNIS.

1. Agardh, J. G., Theoria Systematis Plantarum. — Lund 1858.
2. Arcangeli, G., Studî sul *Cytinus Hypocistis*. — Atti Congr. internaz. Bot. in Firenze 1874. Firenze 1876.
3. Artopoeus, A., Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwickelung der Samen der *Erikaceen*. — Flora, 92. 1903.
4. Attema, J. J., De Zaadhuid der Angiospermae en Gymnospermae en hare Ontwikkeling. — Groningen 1901.
5. Baillon, H., Histoire des Plantes, 11. — Paris 1892.
6. Balicka-Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. — Flora, 86. 1899.
7. Bentham, G., et Hooker, J. D., Genera Plantarum, 2, 3. — London 1873–76, 1880–83.
8. Bernard, Ch., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. — Journ. de Bot., 17. 1903. Auch Thèse, Genève 1903.
9. Bernard, Ch., und Ernst, A., Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 8. 1909.
10. Billings, F. H., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung. Flora, 88. 1901.
11. —»—, A Study of *Tillandsia usneoides*. — Bot. Gaz., 38. 1904.
12. —»—, The Nutrition of the Embryo Sac and Embryo in Certain *Labiatae*. — Kansas Univ. Science Bull., 5 (1909). Lawrence 1910.
13. Brown, W. H., The nature of the Embryo Sac of *Peperomia*. — Bot. Gaz., 46. 1908.
14. Burns, G. P., Beiträge zur Kenntniss der *Stylidiaceen*. — Flora, 87. 1900.
15. Burr, H. G., The Embryology of *Vallisneria spiralis*. — Ohio Nat., 3. 1903.
16. Buscalioni, L., Contribuzione allo studio della membrana cellulare, 3, 4. — Malpighia, 7, 8. 1893, 1894.
17. —»—, Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della »*Veronica hederaefolia* L.» — Mem. Real. Accad. Sc. Torino, (2), 43. 1893.
18. Campbell, D. H., A morphological Study of *Naias* and *Zannichellia*. — Proc. Calif. Acad. Science III. Botany, 1. 1897.
19. —»—, The Embryo-Sac of *Peperomia*. — Ann. of. Bot., 15. 1901.
20. —»—, Studies on the *Araceae*, 2, 3. — Ann. of Bot., 17, 19. 1903, 1905.
21. de Candolle, A., Ordo CLXXXI *Empetraceæ*. — de Candolle's Prodromus syst. nat. regni vegetabilis, XVI: 1. Paris 1869.
22. Chatin, A., De l'anthère. — Paris 1870.
23. —»—, Organogénie comparée de l'androcée dans ses rapports avec les affinités naturelles. — Compt. Rendus Acad. Sc., 78. 1874.

24. Coker, W. C., The Development of the Seed in *Pontederiaceae*. — Bot. Gaz., 44. 1907.
25. Cook, M. T., Development of the Embryo-sac and Embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. — Bull. Torr. Bot. Club, 29, 1902.
26. »—, The Embryology of some Cuban *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 42. 1906.
27. —»—, The Embryology of *Rhytidophyllum*. — Bull. Torr. Bot. Club, 34. 1907.
28. —»—, The Embryology of *Sagittaria lancifolia* L. — Ohio Nat., 7. 1907.
29. —»—, The Development of the embryo-sac and embryo of *Potamogeton lucens*. — Bull. Torr. Bot. Club, 35. 1908.
30. —»—, Notes on the Embryology of the *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 48. 1909.
31. Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms. — New York 1903.
32. Dickson, A., On the Embryogeny of *Tropaeolum peregrinum* (L.) and *T. speciosum* (Endl. and Poepp.) — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 27. 1876.
33. Don, D., On the Affinities of the *Empetreæ*, a natural Group of Plants. — Edinburgh New Phil. Journ., Okt. 1826—April 1827. 1827.
34. Drude, O., Ueber Asa Gray's Gruppe der *Diapensiaceen*. — Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen 1875.
35. —»—, *Clethraceae*, *Pirolaceae*, *Lennoaceae*, *Ericaceae*, *Epacridaceae*, *Diapensiaceae*. — Nat. Pflanzenfam. von Engler und Prantl, IV: 1. 1891.
36. Eichinger, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. — Mitteil. Bayer. Bot. Ges., 2. 1907. Auch Diss. München 1907.
37. —»—, Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung *Parnassia*. — Beih. Bot. Centralbl., 23: 2. 1908.
38. Eichler, A. W., Blüthendiagramme, 1, 2. — Leipzig 1875, 1878.
39. Endlicher, S., Genera Plantarum. — Wien 1836—1840.
39 a. Endriss, W., Monographie von *Pilostyles ingae* (Karst.). — Flora, 91. 1902.
40. Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien. V. Aufl. — Berlin 1907.
41. Ernst, A., Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 a. 1908.
42. —»—, Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27. 1909.
43. Ernst, A., und Bernard, Ch., Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. Championii* Thw. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 10. 1912.
44. »—, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 11. 1912.
45. Ernst, A., und Schmid, E., Embryosackentwicklung und Befrucht-

ung bei *Rafflesia Patma* Bl. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27. 1909.

46. Gow, J. E., Embryogeny of *Arisaema triphyllum*. — Bot. Gaz., 45. 1908.
47. —»—, Studies in *Araceae*. — Bot. Gaz., 46. 1908.
48. Gray, Asa, Chloris Boreali-Americana, 1. — Mem. Amer. Acad. Arts and Sci., New Ser., 3. Boston 1848.
49. —»—, Manual of the Botany of the Northern United States. Rev. Ed. — New York 1858.
50. »—, Reconstruction of the Order *Diapensiaceæ*. — Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 8. 1873.
51. —»—, Note sur le *Shortia galacifolia* et révision des *Diapensiacées*. Ann. Sci. Nat., Bot., 6, 7. 1878.
52. Grevel, W., Anatomische Untersuchungen über die Familie der *Diapensiaceae*. — Bot. Centralbl., 69. 1897.
53. Guérin, P., Développement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques *Sapindacées*. — Journ. de Bot., 15. 1901.
54. Guignard, L., Observations sur les *Santalacées*. — Ann. Sci. Nat., Bot., 7, 2. 1885.
55. —»—, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. — Journ. de Bot., 7. 1893.
56. —»—, La double fécondation chez les *Solanées*. — Journ. de Bot., 16. 1902.
57. Hall, J. G., An embryological Study of *Limnocharis emarginata*. Bot. Gaz., 33. 1902.
58. Hallier, H., Über *Juliania*, eine *Terebinthaceen*-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. — Dresden 1908.
59. »—, L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. — Extr. Archiv. Néerland. Sci. Exact. et Nat., (III B), 1. 1912.
60. Hammond, H. S., The Embryology of *Oxalis corniculata*. — Ohio Nat., 8. 1898.
61. Hegelmaier, F., Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime. — Stuttgart 1878.
62. —»—, Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. — Nov. Acta Leopold.-Carol. Acad., 49. 1885.
63. —»—, Zur Entwickelungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. — Bot. Zeit., 44. 1886.
64. —»—, Ueber partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 9. 1891.
65. —»—, Ueber einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 19. 1901.
66. Herms, W. B., Contribution to the Life History of *Asimina triloba*. — Ohio Nat., 8. 1907.
67. Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. — Leipzig 1849.

68. Hofmeister, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der Personaten. — Flora, 1851.
69. —»—, Embryologisches. — Flora, 1855.
70. —»—, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 1. 1858.
71. —»—, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. — Abh. Math.-Phys. Cl. Sächs. Ges. Wissensch., 4. 1859.
72. Holferty, G. M., Ovule and Embryo of *Potamogeton natans*. Bot. Gaz., 31. 1901.
73. Hüller, G., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Polemoniaceen*. — Beih. Bot. Centralbl., 21:1. 1907.
74. Johnson, D. S., On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. — Bot. Gaz., 30. 1900.
75. —»—, On the Development of *Saururus cernuus* L. — Bull. Torr. Bot. Club, 27. 1900.
76. —»—, On the Development of certain *Piperaceae*. — Bot. Gaz., 34. 1902.
77. —»—, Seed Development in the *Piperales* and its Bearing on the Relationship of the Order. — J. Hopkins Univ. Circ., 178. 1905.
78. —»—, A new Type of Embryo-sac in *Peperomia*. — J. Hopkins Univ. Circ., 195. 1907.
79. —»—, Studies in the Development of the *Piperaceae*. 1. The Suppression and extension of Sporogenous Tissue in the Flower of *Piper Betel* L. *Var. Monoicum* C. DC.—Journ. Exper. Zoölogy, 9. 1910.
80. Johow, F., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens. Jahrb. f. wiss. Bot., 16. 1885.
81. —»—, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Bot., 20. 1889.
82. Jönsson, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ:s Arsskr., 16. 1879–80.
83. Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nov. Acta Soc. Sci. Ups., (4), 1. 1907.
84. —»—, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. Acta Soc. Sci. Ups., 4, 2. 1911.
85. de Jussieu, A. L., Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita. — Turici Helvetorum 1791.
86. de Klercker, J. E. F., Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum*. — Svensk. Vet.-Ak. Bih., 9: 10, 1885.
87. Koch, L., Ueber die Entwickelung des Samens der *Orobanchen*. — Bot. Zeit., 34. 1876.
88. —»—, Ueber die Entwicklung des Samens der *Orobanchen*. — Jahrb. f. wiss. Bot., 11. 1878

89. Koch, L., Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys* L. — Jahrb. f. wiss. Bot., 13. 1882.
90. —»—, Die Entwicklungsgeschichte der *Orobanchen*. — Heidelberg 1887.
91. Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa Moschatellina* L. — Svensk. Vet.-Ak. Handl., 44: 4. 1909.
92. Lang, F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwickelung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*. Flora, 88. 1901.
93. Leidicke, J. W., Beiträge zur Embryologie von *Tropaeolum majus*. — Diss. Breslau 1903.
94. Longo, B., Ricerche su le *Impatiens*. — Ann. di Bot., 8. 1910.
95. Lotsy, J. P., *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigstens örtlich verwittwete Pflanze. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 1. 1899.
96. Maximowicz, C. J., Diagnoses breves plantarum novarum Japoniae et Mandschuriae. — Mélang. Biol. du Bull. l'Acad. Imp. Sci. de St.-Pétersbourg, 8. 1872.
97. Mentz, A., The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants. I. 3. *Empetraceae*. *Empetrum nigrum* L. — Meddel. om Grönland, 36. (1909) 1912.
98. Merz, M., Untersuchungen über die Samenentwickelung der *Utricularien*. — Flora, 84. 1897.
99. Meunier, A., Le développement séminal dans le genre *Veronica*. — La Cellule, 12. 1897.
100. Modilewski, J., Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 a. 1908.
101. —»—, Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27. 1909.
102. Mücke, M., Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus Calamus* L. — Bot. Zeit., 66. 1908.
103. Murbeck, S., Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. Sv. Vet.-Ak. Handl., 36: 5. 1902.
104. Náběl ek, F., Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand. — Sitzber. Wiener Akad., 115. 1906.
105. Nicolosi Roncati, F., Sviluppo dell'ovulo e del seme nella »*Anona Cherimolia* Mill.» — Atti Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania, (4), 18. 1905.
106. Nuttall, Th., The Genera of North American Plants, 2. — Philadelphia 1818.
107. Oliver, F. W., On *Sarcodes sanguinea*, Torr. — Ann. of Bot., 4. 1889—91.
108. Osawa, I., Cytological and Experimental Studies in *Citrus*. — Journ. Coll. Agricult. Univ. Tokyo, 4. 1912.
109. Pace, L., Fertilization in *Cypripedium*. — Bot. Gaz., 44. 1907.
110. Parmentier, P., Recherches morphologiques sur le pollen des Dialypétales. — Journ. de Bot., 15. 1901.

111. Pax, F., *Empetraceae.* — Nat. Pflanzenfam. von Engler und Prantl, III: 5. 1896.
112. Peltrisot, C.-N., Développement et Structure de la graine chez les *Éricacées.* — Diss. Paris 1904. Auch Journ. de Bot., 18. 1904.
113. Perrot, E., et Guérin, P., Les *Didierea* de Madagascar. — Journ. de Bot., 17. 1903.
114. Pirotta, R., e Longo, B., Osservazioni e ricerche sulle *Cynomoriaceae* Eich. — Ann. R. Instit. Botan. Roma, 10: 2. 1900.
115. Riddle, L. C., Development of the Embryo-Sac and Embryo of *Staphylea trifoliata.* — Ohio Nat., 5. 1905.
116. —»—, Notes on the Morphology of *Philotria.* — Ohio Nat., 5. 1905.
117. Rosanoff, S., Morphologisch-embryologische Studien. — Jahrb. f. wiss. Bot., 5. 1866—67.
118. Rübel, E., Überwinterungsstadien von *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 a. 1908.
119. Samuels, J. A., Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. — Arch. f. Zellforsch., 8. 1912.
120. Schacht, H., Ueber die Entstehung des Pflanzenkeims. — Flora, 1855.
121. —»—, Ueber die Befruchtung der *Pedicularis silvatica.* — Flora, 1855.
122. —»—, Ueber Pflanzen-Befruchtung. — Jahrb. f. wiss. Bot., 1. 1858.
123. Schaffner, J. H., Contribution to the Life History of *Sagittaria variabilis.* — Bot. Gaz., 23. 1897.
124. Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae.* — Diss. Zürich 1906. Auch Beih. Bot. Centralbl., 20: 1. 1906.
125. Schroeter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. — Zürich 1908.
126. Sharp, L. W., The Embryo Sac of *Physostegia.* — Bot. Gaz., 52. 1911.
127. —»—, The Orchid Embryo Sac. — Bot. Gaz., 54. 1912.
128. Shibata, K., Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa.* — Biol. Centralbl., 22. 1902.
129. Shibata, K., und Miyake, K., Ueber Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata.* — Bot. Mag., 22. 1908.
130. Shreve, F., The Development and Anatomy of *Sarracenia purpurea.* — Bot. Gaz., 42. 1906.
130 a. Skottsberg, C., *Tetrachondra patagonica* n. sp. und die systematische Stellung der Gattung. — Englers Jahrb., 48, Beibl. 107. 1912.
131. Smith, R. W., Endosperm of *Pontederiaceae.* — Bot. Gaz., 45. 1908.
132. Solms-Laubach, H. Graf zu, Die Familie der *Lennoaceen.* — Abhandl. Naturf. Ges. Halle, 11. 1870.
133. —»—, Die Entwicklung des Ovulum und des Samens bei *Rafflesia* und *Brugmansia.* — Ann. Jard. Bot. Buitenz., Suppl. 2. 1898.
134. Soltwedel, F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. — Jena. Zeitschr., 15. 1882.
135. Stevens, N. E., Dioecism in the trailing arbutus, with notes on the morphology of the seed. — Bull. Torr. Bot. Club, 38. 1911.

136. Strandmark, P. W., Blomställningen hos *Empetrum nigrum* L. — Bot. Notiser, 1880.
137. Strasburger, E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Jena 1878.
138. —»—, Ueber Polyembryonie. — Jena. Zeitschr., 12. 1878.
139. —»—, Zellbildung und Zelltheilung. — Jena 1880.
140. —»—, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. — Arch. f. Mikroskop. Anat., 21. 1882.
141. —»—, Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 37. 1902.
142. —»—, Das weitere Schicksal meiner isolierten *Mercurialis annua*-Pflanzen. — Zeitschr. f. Bot., 1. 1909.
143. van Tieghem, Ph., Sur les *Buxacées*. — Ann. Sci. Nat., Bot., (8), 5. 1897.
144. —»—, L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. — Ann. Sci. Nat., Bot., (8), 14. 1901.
145. —»—, Structure de l'ovule des *Dichapétalacées* et place de cette famille dans la classification. — Journ. de Bot., 17. 1903.
146. Treub, M., L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 15. 1898.
147. Tulasne, L.-R., Études d'embryogénie végétale. — Ann. Sci. Nat., Bot., (3), 12. 1849.
148. Warming, E., De l'ovule. — Ann. Sci. Nat., Bot., (6), 5. 1878.
149. —»—, The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants. I. *Ericineæ*, 1. Morphology and Biology. — Meddel. om Grönland, 36. (1908) 1912.
150. —»—, Frøplanterne (Spermatophyter). — Kjøbenhavn og Kristiania 1912.
151. Went, F. A. F. C., Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 5. 1887.
152. —»—, Untersuchungen über *Podostemaceen*. — Verh. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam, (2), 16: 1. 1910.
153. Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat., Bot., (6), 6. 1878.
154. —»—, Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. — Ann. Sci. Nat., Bot., (6), 8. 1879.
155. von Wettstein, R. R., Handbuch der Systematischen Botanik. — Leipzig und Wien 1911.
156. Wiegand, K. M., Notes on the embryology of *Potamogeton*. — Bot. Gaz., 25. 1898.
157. —»—, The Development of the Embryo-Sac in some Monocotyledonous Plants. — Bot. Gaz., 30. 1900.
158. Wirz, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Sciaphila spec.* und *Epirrhizanthes elongata* Bl. — Flora, 101. 1910.
159. Voigt, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminiertem Endosperm aus den Familien der *Palmen*, *Myristicaceen* und *Anonaceen*. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 7. 1888.

160. Worsdell, W. C., On the Development of the Ovule of *Christisonia*, a Genus of the *Orobanchaceae*. — Journ. of Linn. Soc., Bot., 31. 1895—97.

161. Wurdinger, M., Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana*. — Denkschr. Wiener Akad., 85. 1910.

162. York, H. H., The Embryo-sac and Embryo of *Nelumbo*. — Ohio Nat., 4. 1904.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite.

Einleitung ... 97

I. Die unbestrittenen *Bicornes*-Familien ... 101

A. *Ericaceae* ... 101

1. Einige Entwicklungsdaten ... 101
2. Die Antheren ... 103
3. Orientierung der Samenanlagen ... 105
4. Bau und Entwicklung der Samenanlagen vor der Befruchtung ... 107
5. Die Endospermbildung ... 109
6. Andere Veränderungen im reifenden Samen ... 116

B. *Clethraceae* ... 117

C. *Epacridaceae* ... 119

D. *Pyrolaceae* ... 122

E. Rückblick auf die vorigen Familien; über die systematische Bedeutung einiger entwicklungsgeschichtlicher Merkmale ... 125

1. Bau der Antheren und des Pollens ... 126
2. Bau der Samenanlagen ... 127
3. Die Endospermbildung und ihre systematische Bedeutung ... 128

II. *Diapensiaceae* ... 148

1. Bau und Entwicklung der Blüten (abgesehen von den Samenanlagen) ... 150
2. Entwicklung der Samenanlagen vor der Befruchtung ... 152
3. Befruchtung und Entwicklung der Samenanlagen nach der Befruchtung ... 153
4. Einige Betrachtungen über die systematische Stellung der *Diapensiaceen* ... 156

III. *Empetraceae* ... 159

1. Verschiedene Ansichten über die systematische Stellung der *Empetraceen* ... 159
2. Bau und Entwicklung der Blüte (abgesehen von den Samenanlagen) 161
3. Entwicklung der Samenanlage bis zur Befruchtung ... 167
4. Endospermbildung und Bau des reifenden Samens ... 169
5. Die Einreihung der *Empetraceen* in die *Bicornes*-Reihe ... 172

Litteraturverzeichnis ... 181